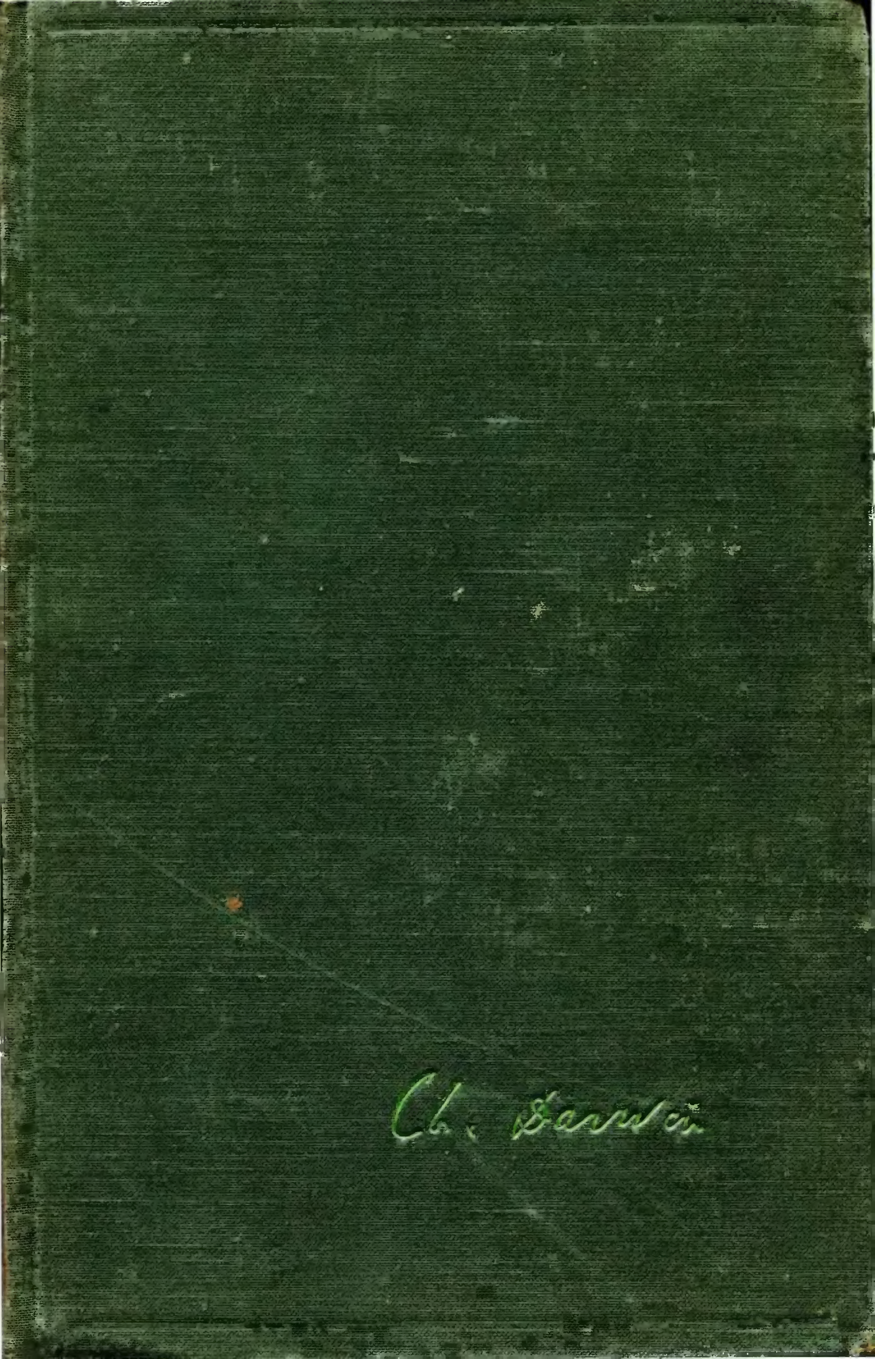
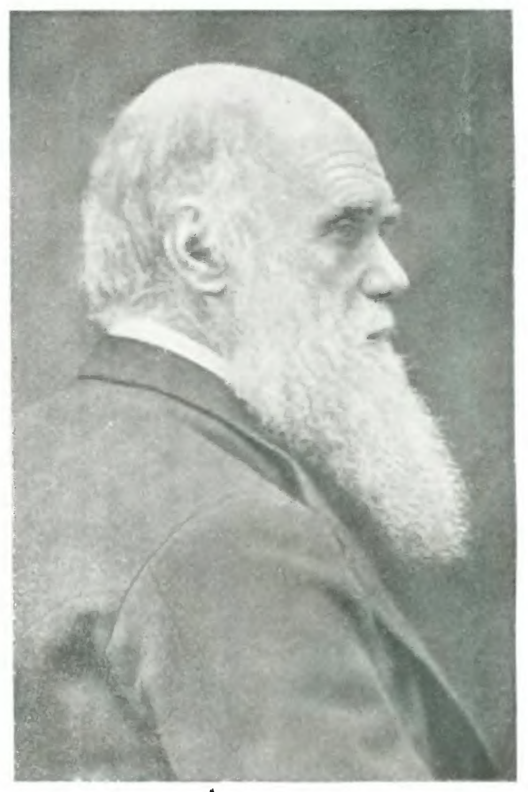

Ch. Darwin



Ch. Darwin.
July 25 – 1877.

Чарлз Дарвин в возрасте около 65 лет

(С фотографии, подаренной Ч. Дарвином 25 июля 1877 года К. А. Тимирязеву и ныне принадлежащей Мемориальному музею К. А. Тимирязева в Москве).

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЧАРЛЗ ДАРВИН

ЧАРЛЗ ДАРВИН



СОЧИНЕНИЯ

ТОМ

7

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК
СОЮЗА СОВЕТСКИХ СОЦИАЛИСТИЧЕСКИХ РЕСПУБЛИК
москва · 1948 · ленинград

ЧАРЛЗ ДАРВИН



РАЗЛИЧНЫЕ ФОРМЫ ЦВЕТОВ

НАСЕКОМОЯДНЫЕ РАСТЕНИЯ

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК
СОЮЗА СОВЕТСКИХ СОЦИАЛИСТИЧЕСКИХ РЕСПУБЛИК
москва · 1948 · ленинград

ОТВЕТСТВЕННЫЕ РЕДАКТОРЫ

академик

В. Л. КОМАРОВ

академик

В. Н. СУКАЧЕВ,

доктор биологических наук

С. Л. СОБОЛЬ

РАЗЛИЧНЫЕ ФОРМЫ ЦВЕТОВ



РАБОТА Ч. ДАРВИНА ПО ВОПРОСУ О ДИМОРФИЗМЕ И ТРИМОРФИЗМЕ ЦВЕТОВ

Работа Дарвина о растениях, относящихся к одному и тому же виду, но имеющих при этом цветы разной формы, принадлежит к числу наименее известных не только широкой публике, но и специалистам. В ботанической и общебиологической литературе имеется ряд работ, трактующих о вопросах, освещенных Дарвином в его книге «Различные формы цветов у растений одного и того же вида», или об упомянутых в ней растениях, но замечательно, что авторы этих работ либо совершенно не использовали монографию Дарвина, либо не ссылаются на нее. Имеются и авторы вроде бреславльского профессора Пакса, который в общей части своей монографии рода Primula цитирует работу Дарвина с весьма лестными для нее эпитетами, но, как совершенно очевидно из всего содержания его монографии,* не читал работу Дарвина, несмотря на то, что примулам отведено в ней очень много места. И если для русских биологов некоторым оправданием служит то обстоятельство, что русский перевод этой книги появляется впервые в настоящем издании и что английское издание этой книги имеется лишь в очень немногих советских библиотеках, то у Пакса нет даже и этого оправдания: хороший немецкий перевод «Различных форм цветов» появился в 1877 г.**

Между тем книга Дарвина содержит не только огромный фактический материал по темам, до сих пор интересующим широкие ботанические круги, но и целый ряд соображений и мыслей по общебиологическим вопросам. Насколько злободневными являются темы, разрабатываемые в этой книге Дарвина, показывает тот факт, что современному состоянию одной из них, а именно гетеростилии, был посвящен доклад на пленарном заседании Международного ботанического конгресса в Амстердаме в 1935 г.

К книге вполне приложима характеристика, данная одним из крупнейших современных морфологов, К. Гёбелем, работе Дарвина по перекрестному опылению. Гёбель считает, что последняя «представляет особый интерес не только по своему фактическому содержанию, но и *по способу изложения* этих фактов.*** Поверхностный читатель, гоняющийся только за красными словечками, найдет, пожалуй, книгу... слишком сухой из-за множества подробностей, содержащихся в ней. И в самом деле, нелегко в немногих словах резюмировать основ-

* F. Pax und R. Knuth, Primulaceae, в издании Engler «Das Pflanzenreich», IV, 237, 1905.

** Ch. Darwin, Die verschiedenen Blüthenformen an Pflanzen der nämlichen Art. Übers. von V. Carus. Stuttgart, 1877.

*** Курсив подлинника.

ные выводы этого тома. Но при более тщательном изучении мы не можем не быть достаточно благодарны автору за точность и объективность, с какими он делает для нас возможным участие в схеме его исследований. Он никогда не пытается убедить нас, а только доказывает нам, что его выводы основаны на фактах. Он всегда выдвигает такие факты, которые как будто противоречат его взглядам».*

ИСТОРИЯ РАБОТЫ ДАРВИНА «РАЗЛИЧНЫЕ ФОРМЫ ЦВЕТОВ»

Чрезвычайно поучительно проследить историю работы Дарвина над данной темой.

В начале XIX столетия получило общее признание положение Найта,** что ни одно растение не может безнаказанно самоопыляться в течение ряда поколений. Тщательные работы по выяснению



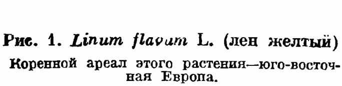


Рис. 1. *Linum flavum* L. (лен желтый)

Коренной ареал этого растения—юго-восточная Европа.



Рис. 2. *Hottonia palustris* L. (турча)

Встречается дико и в Англии.

значения перекрестного опыления*** убедили Дарвина в том, что, как правило, перекрестное опыление необходимо для поддержания существования любой линии развития цветковых. Всего лучше обеспечивается оно у растений с однополыми цветами, содержащими либо

* K. Goebel. The biology of flowers. В книге Seward A. C. (edit.), Darwin and modern science, p. 402. Cambridge, 1909.

** Thomas A. Knight. An account of some experiments on the fecundation of vegetables. «Philosoph. Transact. of the R. Soc. of London», 1799.

*** Ч. Дарвин, Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире. См. наст. издание, том VI.

одни тычинки, либо одни (или только один) пестики. У однодомных растений и мужские и женские цветы развиваются на одном и том же экземпляре растения, у двудомных — на разных. Но в природе перекрестное опыление обеспечивается и другими путями. Изучением их и занялся Дарвин.

В 1838 или в 1839 г. он нашел у *Linum flavum* (желтого льна) обоеполые цветы двух типов. У одних растений в цветах были длинные столбики и короткие тычинки. У других, наоборот, короткие столбики и длинные тычинки. Сначала Дарвину показалось, «что это только случай изменчивости, не имеющей значения».* В 1841 г. Дарвин познакомился с малоизвестной в то время книгой Х. К. Шпренгеля «Раскрытая тайна природы в строении и оплодотворении цветов».** Из массы интересных наблюдений, описанных в этой книге, два открытия Шпренгеля особенно заинтересовали Дарвина. Первое — это два типа обоеполых цветов у первоцветного турчи (*Hottonia palustris*). Как и у желтого льна, два типа цветов турчи отличались тем, что у цветов с длинными столбиками пыльники сидели на коротких тычиночных нитях, а у цветов с короткими столбиками — на длинных. Шпренгель не допускал мысли, чтобы диморфизм этот был «случайным», т. е. не имел никакого функционального значения, но в то же время признавался в своем бессилии понять смысл этого явления. Вторым исключительно крупным открытием Шпренгеля было обнаружение им дихогамии у целого ряда растений. Под дихогамией Шпренгель разумел неодновременное с пестиками созревание тычинок в обоеполых цветах. Вследствие этого в каждый данный момент дихогамные цветы являются функционально однополыми. Вывод, сделанный Шпренгелем на основании огромного собранного им материала по морфологии и биологии цветка, гласил: «Так как очень многие цветы раздельнополы и, наверное, по крайней мере такое же количество обоеполых цветов дихогамно, то, повидимому, Природа не хочет, чтобы какой-либо цветок опылялся своею собственной пыльцой».

Перед Дарвином встала трудная, но вместе с тем и заманчивая задача выяснить происхождение и значение диморфных цветов, не прибегая к «воле Природы», которая очень походила на «волю господа бога». Он обратился для решения этой задачи к экспериментальному методу. 7 мая 1860 г. он пишет Д. Д. Гукеру, как о чем-то уже известном, о своих «опытных» примулах и излагает свою рабочую гипотезу. Почему выбор Дарвина пал на примулы, нам установить не удалось. Впервые описал у них гетеростилию (разностолбчатость) Кертис***, но его данные остались неизвестными Дарвину. В то время он не видел также и крайне невнятных описаний Персуна,**** о которых он узнал позже из статьи Гуго фон Моля.***** Превосходные и очень точные описания разно- и равностолбчатых видов примул и *Androsace sens. lat.* во флоре Германии, данные Мертенсом и Кохом ****** в 1826 г., также так и не попались Дарвину на глаза. Не знает их и автор современной сводки по гетеростилии Грета

* Ч. Дарвин, Автобиография. См. наст. издание, том IX.

** Ch. K. Sprengel, Das entdeckte Geheimniss der Natur im Baue und Befruchtung der Blumen, Berlin, 1793.

*** W. Curtis, Flora Londinensis, 1777—1778.

**** Persoon, статья в «Usteri Annalen d. Bot». 11 Stück. 1794.

***** H. v. Mohl, статья в «Bot. Ztg», стр. 326, 1863.

****** F. C. Mertens und W. D. Koch в «J. C. Röhlings Deutschlands Flora». B. II, Frankfurt a. M., 1826.

фон Убиш.* Указал ли Дарвину кто-либо из его друзей на примул как на удобный объект для опытов, или он сам наткнулся на одну из диких примул, росших в окрестностях Дауна, или на один из иноземных видов примул, широко входивших тогда в садовую английскую культуру, но выбор был сделан удачно.

В качестве рабочей гипотезы Дарвином было выдвинуто предположение, «что английские примулы находятся на пути превращения в двудомные растения, что короткие пестики у одних форм и короткие тычинки у других стремятся к полному абортированию. Растения были подвергнуты исследованию с этой точки зрения, и как только цветы с короткими пестиками, оплодотворенные пыльцой коротких тычинок, оказались более плодовитыми, чем остальные из четырех

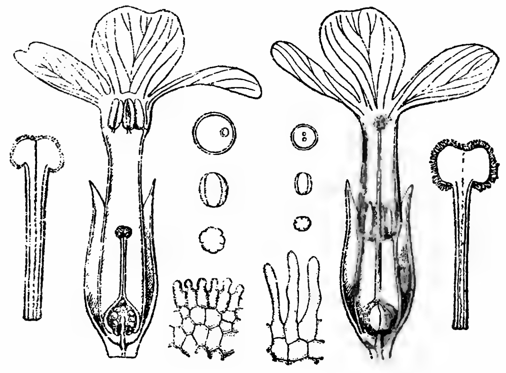


Рис. 3. *Primula* (первоцвет)

возможных сочетаний, теории абортирования был нанесен окончательный удар. После нескольких дополнительных опытов стало очевидно, что обе формы хотя и вполне гермафродитны, но относятся одна к другой, как обыкновенные раздельнополые животные» («Автобиография»). В письме проф. Аза Грею от 8 июня 1860 г. Дарвин дает уже точную характеристику обеих форм: «*Так называемое* (мною) *мужское* растение. Пестик значительно короче тычинок. Рыльце довольно гладкое. *Пыльца крупная.* Зев венчика короткий.— *Так называемое женское* растение. Пестик значительно длиннее тычинок. Рыльце более шероховатое. *Пыльца мельче.* Зев венчика длинный.— Я отметил несколько растений и ждал, что так называемые мужские растения окажутся бесплодными. Однако, если судить наощупь по коробочкам, это не так, и я очень поражен разницей в величине зерен пыльцы... Если бы оказалось, что так называемые мужские растения дают меньше семян, чем так называемые женские, каким великолепным примером перехода от гермафродитного к однополому состоянию было бы это! Если же семян окажется одинаковое количество, каким запутанным представится весь этот случай».**

* G. von U b i s c h, Genetisch-physiologische Analyse der Heterostylie, «Bibliographia Genetica», 2, 1925.

** The Life and Letters of Charles Darwin, edit. by F. Darwin, vol. III, p. 298, London, 1888. Курсив в приведенной цитате принадлежит Дарвину.

Взвесив в декабре 1860 г. полученные в результате опыта семена, Дарвин убедился, что короткостолбчатые цветы даже плодовитее длинностолбчатых. Рабочая гипотеза оказалась неприменимой к данному случаю. В то же время Дарвин заметил, что образование семян связано с деятельностью насекомых и что крупнозернистая пыльца отвечает длинным пестикам, а пыльца мелкозернистая — коротким пестикам.

В письме от 17 декабря 1860 г. к своему другу ботанику Гукеру Дарвин сообщает о своем решении попытаться в ближайшую же весну разрешить эту «тайну». 21 ноября 1861 г. в Линнеевском обществе была доложена работа Дарвина «О двух формах, или диморфном состоянии, видов примулы и об их замечательных половых взаимоотношениях». Доклад этот был напечатан в «Journal of the Linnean Society» в 1862 г. (Botany, vol. 6, pp. 77—96) и произвел сильное впечатление на ботаников. С 1864 по 1869 год Дарвин напечатал в том же журнале еще четыре следующие работы: в 1864 г. «О существовании двух форм у некоторых видов рода Linum и об их взаимных половых отношениях» (Botany, vol. 7, pp. 69—83), в 1865 г. «О половых взаимоотношениях трех форм *Lythrum salicaria*» (Botany, vol. 8, pp. 169—196)* и в 1869 г. «О характере и сходной с гибридами природе потомства иллегитимных союзов диморфных и триморфных растений» (Botany, vol. 10, pp. 393—437) и «О видовом различии между *Primula veris*, Brit. Fl. (var. *officinalis*, Linn.), *P. vulgaris*, Brit. Fl. (var. *acaulis*, Linn.) и *P. elatior*, Jacq.; а также о гибридной природе обыкновенной Oxlip; с дополнительными замечаниями о естественно полученных гибридах в роде Verbascum» (там же, стр. 437—454).

Все эти годы Дарвин собирает материал как из окружающей флоры, так и выписывая его из Бразилии, Сев. Америки, с острова Цейлон и из Kew Gardens, главного ботанического сада Британской империи в Кью под Лондоном, наблюдает, ставит опыты, кастрирует и опыляет цветы, подсчитывает плоды и семена,— только одних семян плакун-травы (*Lythrum salicaria*) он подсчитал 20 000 штук,— мучается сомнениями и радуется, как ребенок, всякой удаче. В результате, в 1877 г. Дарвин, 68 лет от роду, выпускает книгу «Различные формы цветов у растений одного и того же вида», в которую не только вошли перечисленные выше пять работ, но и описаны новые наблюдения и опыты. За год до этого Дарвин опубликовал «Действие перекрестного опыления и самоопыления». В 1878 г. выходит второе издание этой книги, а в 1880 г. второе издание «Различных форм цветов». При жизни Дарвина, таким образом, вышло два издания этой замечательной книги. После смерти Ч. Дарвина его сын Френсис выпустил книгу еще два раза, в 1884 и в 1892 гг. Изданию 1884 г. Ф. Дарвин предпослал предисловие, в котором он дал обзор работ по данному вопросу, вышедших с 1880 по 1884 г. (перевод этого предисловия Френсиса Дарвина мы даем в комментариях к настоящему тому). Общий тираж всех четырех изданий составил 4000 экземпляров. Книга была переведена на французский и немецкий языки. На русском языке это сочинение Дарвина появляется впервые.**

* Эта статья Дарвина переведена на русский язык В. Ю. Гроссманом: «Яровизация», 1939, № 5—6, стр. 17—36.

** Перевод выполнен А. П. Ильинским (предисловие, введение и первые шесть глав) и В. М. и Е. А. Дьяконовыми (седьмая и восьмая главы).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ ДАРВИНА «РАЗЛИЧНЫЕ ФОРМЫ ЦВЕТОВ» И УСТАНОВЛЕННЫЕ В НЕЙ ЗАКОНОМЕРНОСТИ

В книгу, как мы уже сказали, вошли все опыты и наблюдения Дарвина по этому вопросу за 17 лет, а также данные, извлеченные Дарвином из всей доступной ему литературы и критически им обработанные. Таким образом, она является первой монографией, или, вернее, собранием монографий, объединенных одной общей идеей, по ряду вопросов морфологии, биологии и эволюции цветка.

Рабочая гипотеза о превращении обоеполых цветов в однополые и двудомные оказалась в случае с примулами несостоятельной. Но это не значит, что она была выдвинута без всяких оснований. Дарвин открыл затем ряд растений, как гетеростильных, так и гомостильных, у которых наблюдается переход от обоеполости к однополости и даже двудомности. Позднейшие исследования все удлиняют список таких растений. Это служит прекрасной иллюстрацией универсальности установленного Дарвином закона расхождения признаков и бьет по всякого рода защитникам «цели» и «плана» в природе.

Наряду с видами, у которых все цветы построены по одному типу и обоеполы, очень многие растения обладают двумя или даже тремя различными типами цветов. Дарвин исходил из линнеевского деления всех цветковых на гермафродитные, или обладающие обоеполыми цветами, полигамные, однодомные и двудомные виды. Шпренгель открыл дихогамию. Дарвин выделил в «гермафродитном классе» группы гетеростильных и клейстогамных растений.

В настоящее время по типу цветов и размещению их на растениях все цветковые могут быть разбиты на три больших группы или класса.

Наиболее многочисленны растения, принадлежащие к первому классу (А), классу растений с *обоеполыми* цветами. В каждом цветке растений этой группы имеются как тычинки (или микроспорофиллы), несущие пыльники (или микроспорангии), в которых развивается пыльца, так и плодолистики (или макроспорофиллы), превращенные в пестики по числу плодолистиков или сросшиеся в один пестик. Необходимыми частями пестика являются завязь, в полости которой развиваются семяпочки (или макроспорангии), и рыльце, орган для улавливания пыльцы, которая на нем прорастает. В цветах многих растений рыльце сидит не непосредственно на завязи, а на более или менее длинном столбике, развивающемся на верхушке или сбоку завязи.

Во втором классе (Б) все цветы или часть их *однополы*, т. е. несут либо одни тычинки,—тогда их называют по-старинке мужскими, либо одни пестики,—такие цветы называют женскими.

К третьему классу (В), самому малочисленному, относятся растения с *апогамными* цветами. Под последними разумеют не только цветы, в которых зародыш развивается не из оплодотворенной яйцеклетки, а из какой-либо другой клетки в семяпочке, и при этом без оплодотворения, но и такие цветы, в которых систематически наблюдается соматический партеногенез, т. е. развитие зародыша без оплодотворения из яйцеклетки, не проделавшей редукционного деления.

Все эти классы не являются чем-то застывшим и резко отграниченным друг от друга. Между ними наблюдаются переходы, а в некоторых линиях развития можно наблюдать возникновение одного типа цветов из другого. Если все наши манжетки (принадлежащие к роду Alchimilla из сем. розоцветных) являются формами апогамными и поэтому в отличие от других своих родичей из сем. розоцветных имеют невзрач-

ный чашечковидный простой околоцветник, то апогамные представители рода одуванчик, Taraxacum, имеют столь же хорошо развитые венчики, как и их перекрестноопыляемые родичи. Отличаются апогамные одуванчики от перекрестноопыляемых тем, что при постукивании соцветия о темную ткань они не оставляют желтого пятна пыльцы.

Первый класс (А) с обоеполыми цветами может быть подразделен в свою очередь на 4 подкласса. Наиболее распространенными являются растения с открытыми во время созревания тычинок и пестиков, или *хазмогамными*, цветами. В пределах вида все цветы принадлежат к одному типу, и следовательно имеется лишь один тип особей. Самоопыление у большинства представителей этого подкласса устраняется путем дихогамии. Таким образом, функционально обоеполый цветок в течение почти всего времени своего существования является однополым. К этому подклассу принадлежат рожь, яблоня.



Рис. 4. *Alchimilla vulgaris* L. (манжетка)

Во втором подклассе цветы в пределах одного соцветия имеют в зависимости от положения их в соцветии различные размеры (*гетеромегатические* цветы) и часто несколько отличаются по функции. Так, например, в щитковидных кистях иберийки крымской (*Iberis taurica* DC.) нижние цветы в соцветии имеют не только более крупный венчик, но, по наблюдениям В. В. Письяуковой, и не увядают до распускания всех цветов соцветия. Они являются своеобразными «вывесками», привлекающими насекомых к соцветию. Очень значительна разница в размерах краевых и срединных цветов в соцветиях многих скабиоз.

В состав третьего подкласса входят растения с *гетеростильными* цветами. О них будет речь впереди. У растений с такими цветами все население вида может быть разбито на две или на три группы особей в зависимости от того, имеются ли ди- или триморфные цветы.

В четвертом подклассе растения обладают, — наряду с хазмогамными, обычно более или менее ярко окрашенными цветами,—невзрачными нераскрывающимися *клейстогамными* цветами. В последних происходит самоопыление, т. е. пыльца попадает на рыльца того же самого цветка. У некоторых видов, способных развивать как хазмогамные, так и клейстогамные цветы, в части их ареала образуются лишь одни клейстогамные цветы, у других видов—появление последних приурочено к определенному ходу погоды, у третьих—хазмогамные цветы вообще не образуются и все особи несут только клейстогамные цветы, а следовательно — однотипны.

Класс Б — растений с однополыми цветами — может быть разбит на три больших подкласса, соответствующих этапам превращения

растений с хазмогамными обоеполыми цветами, в конечном счете, в растения двудомные с однополыми цветами.

В первый подкласс входят *полигамные* растения. Так Линней назвал растения, имеющие наряду с обоеполыми цветами также и однополые. В одних случаях, как, например, у клена обыкновенного (*Acer platanoides*), все три типа цветов, т. е. обоеполые, тычиночные и пестичные, можно наблюдать на одном и том же дереве; в других, как, например, у ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior*) или у дынного дерева (*Carica papaya*), имеется три типа особей, соответствующих трем типам цветов. В случае клена и ясеня процесс превращения обоеполых насекомоопыляемых цветов в однополые ветроопыляемые происходит на наших глазах. Ясень относится к семейству Oleaceae, для которого характерны обоеполые цветы с чашечкой и спайнолепестным венчиком,

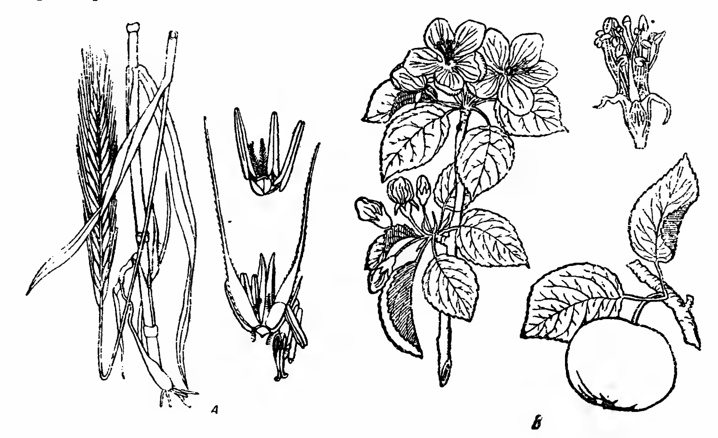


Рис. 5. *Secale cereale* L. (рожь) и *Malus silvestris* Mill. (яблоня лесная)

Рожь (*А*) и яблоня (*Б*) — растения с обоеполыми хазмогамными цветами, опыляемым с помощью ветра (рожь) или насекомыми (яблоня).

какие, например, мы видим у сирени, знакомого всем представителя этого семейства. У ясеня обыкновенного в связи с переходом к ветроопылению произошла утрата околоцветника. У *Fraxinus cuspidata* имеются чашечка и венчик, а у *F. americana* — только чашечка. В роде Acer имеются, с одной стороны, виды с обоеполыми цветами, отличающимися хорошо развитым двойным околоцветником с нектарниками, с другой — виды вроде американского клена *Acer negundo*, широко применяемого у нас на юге как в железнодорожных посадках, так и в зеленом строительстве. У *A. negundo* цветы однополые без околоцветника. Опыляются они ветром. Растение двудомное.

В следующем подклассе *диплогамных* растений, наряду с обоеполыми цветами, имеются еще либо только мужские, либо только женские, либо только бесплодные, либо, наконец, только нераскрывающиеся бутоны. Так, у нивянника (*Chrysanthemum leucanthemum*), часто неправильно называемого ромашкой, на одном растении, и даже в одном соцветии, имеются наряду с обоеполыми цветами еще и женские. По-



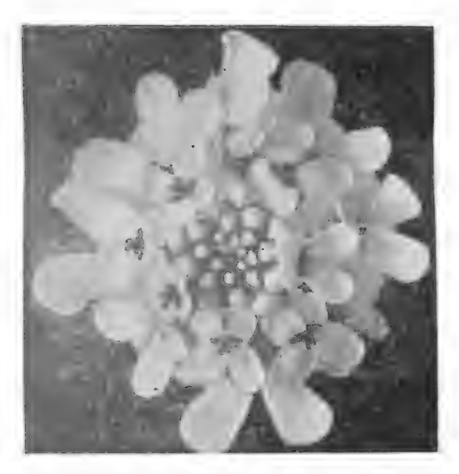


Рис. 6 *Iberis taurica* DC. (иберийка крымская)

...чное распускание цветов в соцветии. Хорошо видны зиго-
...ые, столь необычные для крестоцветных первые цветы в
...образной кисти. Верхние цветы в соцветии актиноморфны.
...них цветах идет процесс недоразвития и даже исчезновения
...ков. Лепестки нижних цветов после опыления их рылец
...дают, как у остальных крестоцветных, а, наоборот, увеличи-
...в размерах на 2–3 мм и из белых становятся фиолетовыми,
контрастируя с белыми срединными цветами

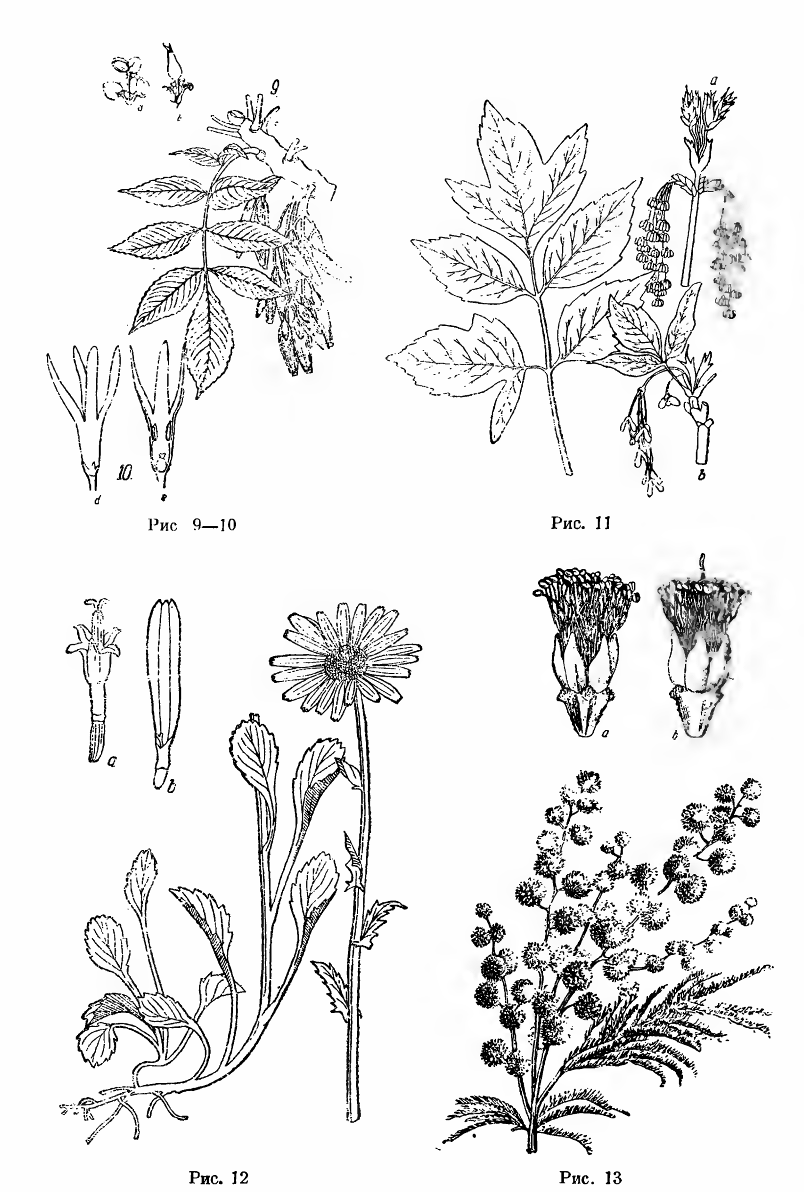


Рис 9. *Fraxinus excelsior* L. (ясень обыкновенный), Европа: *a* — мужской цветок; *b* — женский цветок; *c* — ветка с плодами. Рис. 10. *Fraxinus cuspidata* Torr. (ясень остроконечный), Сев. Америка; *d* — внешний вид цветка; *e* — продольный разрез цветка. Хорошо видно, что цветы этого ясеня не только обоеполы, но и обладают двойным околоцветником со спайнолепестным венчиком, характерным для семейства Oleacae. Рис. 11. *Acer negundo* L. клен американский): *a* — мужское соцветие; *b* — женское соцветие. Рис. 12. *Ghrysanthemum leucanthemum* L. (нивянник): *a* — желтый срединный трубчатый цветок; *b* — белый краевой язычковый цветок. Рис. 13. *Acacia dealbata* Link.: *a* — мужской цветок; *b* — обоеполый цветок. Почти все шаровидное соцветие состоит из мужских цветов. Обоеполых цветов в нем один-два.

следние здесь имеют белый венчик в отличие от срединных желтых цветов и расположены по краю соцветия. Такие растения называются *гиномоноэцичными*. — У австралийских акаций, из которых у нас



Рис. 7. *Viola hirta* L. (фиалка коротковолосистая) и *Viola odorata* L. (фиалка душистая)

A — *V. hirta*. Видны два хазмогамных цветка и треугольная коробочка (справа), образовавшаяся из хазмогамного цветка, а также шаровидные коробочки, созревающие под землей, развивающиеся из клейстогамных цветов.
B — *V. odorata*: *a* — экземпляр с хазмогамными цветами; *b* — экземпляр с двумя невзрачными клейстогамными цветами и тремя коробочками, развившимися из клейстогамных цветов.



Рис. 8. *Acer platanoides* L. (клен обыкновенный)

a — обоеполый цветок; *b* — мужской цветок.

наиболее известна *Acacia dealbata*, продаваемая весной в больших городах под названием «мимозы», большая часть или почти все соцветие состоит из тычиночных цветов. Только небольшое количество цветов, а часто один только цветок, обоеполы. Таким образом, все соцветие функционирует биологически как один цветок и дает большей частью лишь один боб. У чемерицы (Veratrum) также наряду с обоеполыми имеются еще и тычиночные цветы. Растения с таким

набором цветов носят название *андромоноэцичных*. У василька, подсолнуха, калины видимость (заметность) соцветия сильно повышается благодаря наличию крупных краевых цветов. Оказывается, что в цветах этих нет самых существенных органов цветка — тычинок и пестика. Такие растения, несущие как обоеполые, так и стерильные цветы, можно назвать *стерифомоноэцичными*.— Повышение видимости (заметности) соцветия достигается у некоторых растений, вроде нашего *Muscari racemosus* или южноамериканской *Marcgravia umbellata*, тем, что на верхушке его развиваются ярко окрашенные



Рис. 14. *Centaurea cyanus* L. (василек темноголубой)

a— срединный обоеполый цветок; *b*— краевой стерильный цветок.



Рис. 15. *Helianthus annuus* L. (подсолнечник однолетний)

Краевые цветы язычковые, стерильные. Срединные трубчатые, обоеполые.

бутоны, никогда не развивающиеся в цветы. У Muscari стерильные бутоны яркоголубые, а цветы грязнофиолетовые, к основанию зеленоватые. У Marcgravia нераскрывающиеся бутоны верхних цветов превращены в ярко окрашенные нектарники. Растения с обоеполыми цветами и нераскрывающимися бутонами на одном и том же экземпляре носят название *геторогеммных*. У богородской травы, или тимьяна (*Thymus serpyllum*), имеется два типа цветов, развивающихся на разных особях. На одних особях развиваются обоеполые цветы, на других женские. Такие растения называются *гинодиэцичными*.— У куропаточьей травы (*Dryas octopetala*) на одних растениях развиваются обоеполые цветы, на других тычиночные, или мужские. Такие растения называют *андродиэцичными*.



Рис. 16 А. *Muscari racemosum* Mill. (мышиный гиацинт).

В верхней части соцветия бутоны никогда не распускаются и являются органом, увеличивающим видимость соцветия.

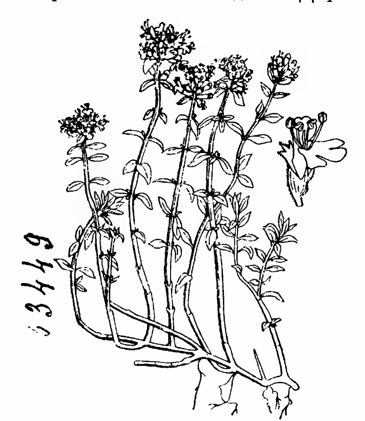


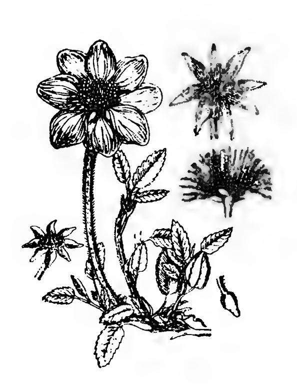
Рис. 16 В *Euphorbia fuldens*

Антодии с яркокрасными прицветниками собраны в метелку.

Растения, имеющие только *однополые* цветы, издавна делятся на *однодомные*, т. е. такие, у которых и тычиночные и пестичные цветы развиваются на одном и том же растении, как это можно наблюдать у большинства осок, у ольхи, бегонии, и на *двудомные*. У двудомных растений, вроде тополя или *Acer negundo*, тычиночные и пестичные цветы развиваются на различных растениях, а потому у них различают «мужские» и «женские» экземпляры. У конопли мужские растения называются поскопь, замашка, дерганцы, а женские — конопля, матёрка, матка.

Дарвин посвятил гетеростильным растениям шесть глав из восьми, содержащихся в книге. Полигамным, двудомным и гиподиэцичным растениям вместе посвящена одна глава и одна глава — клейстогамным растениям. Во введении Дарвин бегло касается разницы в стро-





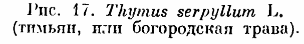


Рис. 17. *Thymus serpyllum* L. (тимьян, или богородская трава).

Рис. 18. *Dryas octopetala* L. (куропаточья трава).

ении краевых и срединных цветов в соцветиях многих сложноцветных, зонтичных и некоторых других семейств.

Вследствие недостатка времени и огромности материала Дарвин, как видим, не успел разобрать подробно все случаи наличия разных типов цветка у одного и того же вида растений, но зато выбрал группы, наиболее трудно поддававшиеся объяснению. Наибольшее внимание уделено Дарвином, как мы уже сказали, гетеростильным растениям. Самый термин предложен Гильдебрандом. * Мы уже видели, что к разнице в длине пестиков и тычинок, установленной его предшественниками, Дарвин добавил еще в качестве существенных признаков гетеростильных растений также разницу в строении поверхности рыльца, в величине зерен пыльцы и функциональные различия двух форм. Нашел он и ключ к объяснению значения гетеростилии. Наблюдения Дарвина и других исследователей показали, что благодаря такому строению примул крупные насекомые, посещающие

* Fr. Hildebrand, Die Geschlechter-Vertheilung bei den Pflanzen und das Gesetz der vermiedenen und unvortheilhaften stetigen Selbstbefruchtung, Leipzig, 1867.

цветы, переносят пыльцу длинных тычинок на рыльце длинного пестика, а пыльцу коротких тычинок на рыльце короткого пестика на другом экземпляре растения и тем обеспечивают перекрестное



Рис. 19. *Carex limosa* L. (осока илистая)

a — женский цветок; *b* — мужской цветок. На растении: сверху расположен мужской колосок, ниже три женских.

Рис. 20. *Alnus glutinosa* L. (ольха черная)

Видны три женские шишки и две мужские сережки.

опыление. Дарвин попробовал опылить длинностолбчатое рыльце пыльцой коротких тычинок с другого длинностолбчатого растения; такой тип опыления, или (как мы будем всюду дальше условно говорить «союза», он назвал *иллегитимным*, или незаконным, в отличие от обычного в природе типа опыления, или *легитимного*, при котором рыльце получает пыльцу с тычинок той же длины, что и пестик. Произведя огромное количество легитимных и иллегитимных опылений на большом числе видов и учтя результаты аналогичных работ других исследователей, Дарвин установил следующие закономерности:

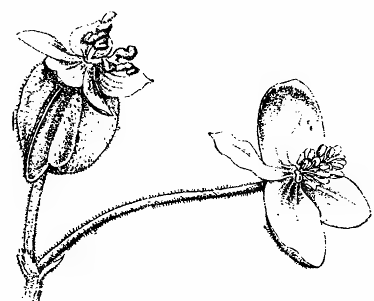


Рис. 21. *Begonia* sp. (бегония)

Слева женский, справа мужской цветок

1. Легитимные союзы в большинстве случаев дают значительно большее количество семян на один плод, чем иллегитимные.

2. Потомство легитимных союзов обычно сильнее, здоровее и плодовитее потомства иллегитимных союзов.

3. Между иллегитимным опылением и его потомством, с одной стороны, и скрещиванием двух различных видов и полученными таким образом гибридами, с другой, существует несомненное сходство. «В обоих случаях мы встречаемся со всеми степенями стерильности от едва заметно ослабленной плодовитости до абсолютного бесплодия, когда не образуется ни единой семенной коробочки. В обоих случаях

Рис. 22. *Cannabis sativa* L. (конопля)
Справа посконь, слева матёрка.

легкость осуществления первого союза в значительной степени зависит от условий, в которые поставлены растения. Как у гибридов, так и у иллегитимных растений врожденная степень стерильности сильно варьирует у экземпляров, выращенных от одного и того же материнского растения» (этот том, стр. 189).

4. В пределах одного рода степень плодовитости различных диморфных и триморфных его видов при иллегитимном опылении не одинакова. Так, например, в пределах рода Oxalis она колеблется между почти полной стерильностью (*O. valdiviana, O. Regnelli*) и относительно высокой плодовитостью (*O. speciosa*).

5. «Иллегитимные растения», т. е. растения, выращенные из семян, явившихся результатом иллегитимного оплодотворения, отличаются от обычных, или легитимных, более обильным и продолжительным цветением. Закономерность эта представляет значительный интерес для садоводов.

6. Гетеростильные растения встречаются в различных семействах и не приурочены к какому-либо определенному ряду развития цветковых.

7. Гетеростилия не связана ни с жизненной формой, ни с типом местообитания вида.

8. Гетеростилия наблюдается преимущественно у растений с актиноморфным околоцветником.

9. Гетеростилия в различных группах цветковых различна по своему геологическому возрасту.

Дарвин пришел к заключению, что гетеростилия выработалась как приспособление к перекрестному опылению. При этом он отмечает, что последнее может быть обеспечено и еще целым рядом других способов. Здесь Дарвин высказывает замечательную мысль: «Удивительное разнообразие способов достижения одной и той же цели в данном случае, как и во многих других, зависит от природы всех предшествующих изменений, через которые прошел вид, и от более или менее полного наследования последовательных приспособлений каждой части [организма] к окружающим условиям» (этот том, стр. 200).

Обсуждая вопрос о путях превращения гомостильных растений в гетеростильные, Дарвин отмечает слабую изученность этого вопроса и выдвигает следующую рабочую гипотезу. Первым шагом к превращению гомостильного растения в гетеростильное является повышенная изменчивость длины пестика и тычинок. Способствует такому превращению и известная степень самостерильности, часто наблюдаемая при иллегитимных союзах.

Значительную роль Дарвин отводит также «закону компенсации или равновесия». Согласно этому закону пестик будет уменьшаться у тех особей, у которых наблюдается сильное развитие тычинок, значительно уклоняющееся от нормы, и, наоборот, он будет увеличиваться там, где тычинки развиты слабо. Если у изменчивого вида появились две группы, состоящие каждая из значительного числа особей,— в одной длинные тычинки и редуцированный пестик, в другой, наоборот, длинный пестик и короткие тычинки,— то тогда перекрестное опыление между представителями этих двух групп будет происходить наиболее верно и с наименьшей потерей пыльцы. А так как и то и другое выгодно для вида, то такое строение будет закреплено естественным отбором.

«Каким образом половые элементы гетеростильных растений стали иными по сравнению с тем, какими они были до тех пор, пока вид оставался гомостильным, и как они образовали две взаимно приспособленные группы особей,— вопросы, остающиеся, — по словам Дарвина,— весьма темными» (стр. 204). Проанализировав ряд примеров, Дарвин приходит к выводу, что «изменения в конституции системы

размножения, повидимому, происходят или самопроизвольно или под влиянием несколько измененных жизненных условий» (стр. 205).

В материале, приводимом Дарвином, видны некоторые, более или менее постоянные состношения в наследовании формы у гетеростильных растений при иллегитимном опылении. При опылении длинно-



Рис. 23. *Primula auricula* L. (первоцвет-ушко)

столбчатой формы диморфного растения пыльцой длинностолбчатого же растения получаются в первом поколении (F_1) либо исключительно длинностолбчатые растения, либо они же, но с ничтожной примесью короткостолбчатых. При опылении короткостолбчатого растения пыльцой соседнего короткостолбчатого получаются всегда как короткостолбчатые, так и длинностолбчатые растения.

Однако у Дарвина нет никакой тенденции втиснуть обнаруженные им соотношения между короткостолбчатыми и длинностолбча-

тыми растениями в какие-либо числовые формулы. Он говорит только о преобладании родительской формы в потомстве и о том, что длинностолбчатая форма «передает свою форму гораздо более верно, чем короткостолбчатая» (стр. 208).

Появление в некоторых случаях небольшого количества короткостолбчатых сеянцев в потомстве иллегитимно опыленной длинностолбчатой формы Дарвин, вслед за Гильдебрандом, склонен рассматривать как реверсию, потому что любое длинностолбчатое растение в природе является результатом союза между длинностолбчатым и короткостолбчатым растением.



Рис. 24. *Euonymus europaea* L. (бересклет европейский)

Относительно двудомных растений Дарвин думает, что некоторые из них происходят от раздельнополых предков и никогда не были гермафродитами, но что большинство раздельнополых растений произошло от гермафродитных растений. Превращение гермафродитного растения в двудомное «произошло не для достижения громадных преимуществ, являющихся следствием перекрестного опыления» (этот том, стр. 213). Перекрестное опыление существовало до этого. Разделение полов может оказаться выгодным, так как уменьшаются затраты отдельной особи на выработку мужских и женских элементов и на развитие зародыша. Возможно, однако, что двудомность является результатом изменений, неодинаково направленных. Если у некоторых особей появляются более крупные, лучше снабженные питательными веществами семена, дающие потомству этих особей

некоторый перевес в борьбе за существование, то на основании закона компенсации необходимо допустить, что у таких особей появится тенденция к уменьшению размеров пыльников и количества вырабатываемой в них пыльцы. В то же время сокращение выработки пыльцы в этой группе растений должно вызвать повышение выработки ее в другой группе. Это поведет к уменьшению, а затем и к редукции пестиков в последней. Полигамные растения, обладающие как обоеполыми, так и мужскими и женскими, или еще только мужскими или только женскими цветами, являются переходной стадией от обоеполых цветов к двудомным.

На примере европейского бересклета Дарвин показал постепенное превращение гермафродитного растения в двудомное. В главе, посвященной полигамным и двудомным растениям, Дарвин снова подчеркивает существование обратной корреляции у гетеростильных растений между длиной пестика и диаметром пыльцевых зерен. К вопросу о полигамных и двудомных растениях Дарвин подошел неизбежно, работая с гетеростильными растениями. Нашлись Rubiaceae, для которых оказалась справедливой гипотеза Дарвина,— потерпевшая крах в случае с примулами: гетеростилия в некоторых случаях является одним из этапов превращения гермафродитного растения в двудомное.

Столь же неизбежен был переход и к изучению клейстогамии. Явление это было открыто Гофманом, описавшим * в 1660 г. «Viola montana ananthoa». Диллениус** в 1719 г. дает уже некоторые детали. Линней *** описал «Viola floribus radicalibus abortivientibus, caulis apetalis seminifers» и назвал ее *Viola mirabilis*, т. е. фиалкой удивительной, или чудесной. Самый же термин «клейстогамные цветы» был предложен Куном **** в 1867 г. В мае 1862 г. Дарвин в письме к Гукеру описывает наблюдавшееся им еще в пыльниках прорастание пыльцы у Viola, а в ноябре того же года в письме к Аза Грею он не только возражает против предложенного последним термина «скороспелое оплодотворение» в применении к этому явлению, но и впервые развивает свою собственную теорию клейстогамии. Он пишет: «Временная теория, которую я придумал для этого рода диморфизма в качестве рабочей гипотезы, заключается в том, что *совершенные* цветы ***** могут действительно опыляться только насекомыми, и при этом они очень часто опыляются перекрестно; но цветы не всегда, особенно ранней весной, достаточно посещаются насекомыми, и поэтому развиваются маленькие несовершенные самоопыляющиеся цветы для обеспечения будущих поколений достаточным количеством семян. *Viola canina* бесплодна, если она не посещается насекомыми; если же она посещается ими, то образует массу семян». ****** Далее в письме говорится об *Oxalis acetosella* и Specularia. Дарвин отметил широкое распространение клейстогамии среди цветковых. Им приведен список 56 родов из различных семейств, в которых имеются клейстогамные виды. Он поставил ряд опытов для определения сравнительной плодовитости клейстогамных и хазмогамных цветов; установлена им также зависимость появления клейстогамных цветов от условий

* M. Hoffman, Florae Altdorffianae deliciae hortensis, 1660.

** J. J. Dillenius, Catalogus plantarum sponte circa Gissamnascentium, 1719.

*** Linneus, Hortus Clifforttianus, 1737.

**** M. Kuhn, Einige Bemerkungen über Vandellia und den Blütenpolymorphismus. «Bot. Zeitung», B. 25, S. 65—67, 1867.

***** Теперь их обычно называют хазмогамными.

****** Ch. Darwin, The Life and Letters, vol. III, p. 308—309.

существования. Растение, образующее в одних районах только хазмогамные цветы, в других—развивает только клейстогамные, в третьих — и те и другие. В одной и той же местности, в зависимости от условий местообитания и хода погоды в тот или иной год, соотношение между количествами хазмогамных и клейстогамных цветов у растений, способных образовывать последние, подвержено большим колебаниям. Не ускользнула от Дарвина и склонность многих клейстогамных растений к геокарпии — к самозарыванию плодов в землю. Отмечает он также и очень высокий процент растений с зигоморфными цветами среди клейстогамных растений. Разбирая различные факторы, обусловливающие появление клейстогамных цветов, Дарвин указывает на естественный отбор как на фактор, «завершающий процесс».

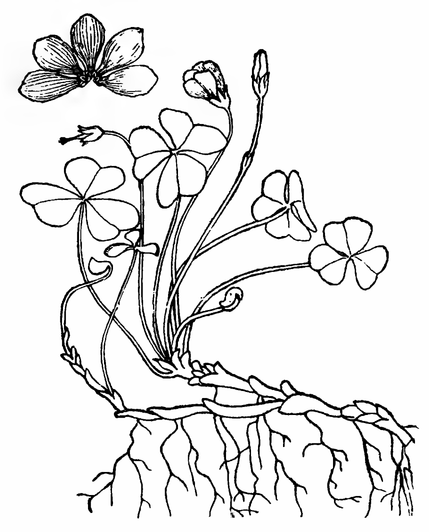


Рис. 25. *Oxalis acetosella* L. (кислица)

Интересны также в этой книге высказывания Дарвина относительно критерия понятия сложившегося вида у цветковых растений. Кроме морфологических отличий, он считает необходимым принимать во внимание экологию и географическое распространение, или ареал, формы. Наличие частичного налегания ареалов двух близких видов не смущает его. Способности скрещиваться и давать при этом плодущее потомство он отказывается придавать решающее значение. Он прибегает к проверке видовых признаков в культуре, тщательно отмечает внутривидовые формы в различных частях ареала вида.

Благодаря тому, что Дарвин работал по определенному плану и тщательно выбирал материал для подсчетов, итоги его в большинстве случаев подверглись лишь незначительным изменениям при ревизии их исследователями, производившими значительно большее количество подсчетов. На основании подсчетов 393 экземпляров *Lythrum salicaria* (рис. 26 на стр. 25 и рис. 10 Дарвина, стр. 125) Дарвин получил следующие соотношения между встречаемостями трех форм этого растения: длинностолбчатые 37,4%, среднестолбчатые 34,0%, короткостолбчатые 28,8%. Бодмер, * подсчитавшая 6 169 экземпляров, получила: длинностолбчатые 36,4%, среднестолбчатые 33,0%, короткостолбчатые 30,6%. Как видим, основная закономерность установлена Дарвином правильно.

* H. Bodmer, Beiträge zum Heterostylie-Problem bei Lythrum salicaria L.,— «Flora», N. F., 22, 1927.

Для Дарвина работы над различными формами цветов,— наблюдения, опыты, подсчеты,— были своеобразным отдыхом от писания его больших работ. В «Автобиографии» он пишет о них: «Мне кажется, ничто во всей моей научной деятельности не доставило мне такого удовлетворения, как разъяснение смысла строения этих растений». Френсис Дарвин вспоминает по этому поводу: «Ярко встает в памяти образ отца, подсчитывающего с помощью лупы семена, с веселостью, необычной при столь механической работе, как подсчет. Я думаю, что каждое семечко представлялось ему маленьким кобольдом, пытавшимся подшутить над ним, прыгнув не в ту кучку или даже совсем удрав».



Рис. 26. *Lythrum salicaria* L. (дербенник, или плакун-трава)

Книга Дарвина является прекрасным примером того, как трудно, перестроивши мировоззрение, очистить также и язык от терминов и выражений, явно устаревших и не отвечающих новому мировоззрению. В книге встречаются выражения: «жизненная энергия», «экономия природы», «природа стремится», «растение обнаруживает склонность» и т. п. Однако, анализ любого из этих выражений в связи с контекстом совершенно ясно показывает, что Дарвин был материалистом, упорно преодолевавшим не только телеологию, но стихийно — и механицизм. Так, например, когда Дарвин говорит, что растение израсходовало много «жизненной энергии» на образование плодов, то перед нами вовсе не виталист, а исследователь, констатирующий хорошо известный в настоящее время факт, что при цветении и плодоношении происходит значительный расход запасных питательных веществ. Так, швейцарский лесовод Гейман установил, что на образование листьев и прирост в высоту 110-летний бук затрачивает 37 кг углеводов, а на цветение и плодоношение он же расходует 40—45 кг углеводов и гемицеллюлоз, т. е. в 1,2 раза больше.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ ПОЛИМОРФИЗМА ЦВЕТОВ

Сделаем теперь беглый обзор современного состояния проблем, разрабатывавшихся Дарвином, посмотрим, уцелели ли основные положения Дарвина и какой ревизии подвергся фактический материал, с которым оперировал Дарвин.

Начнем наш обзор с гетеростилии, которой Дарвин уделил наибольшее внимание и которая привлекла наибольшее число исследователей в последарвиновский период. Несколько увеличился список гетеростильных растений. Уточнен и подтвержден ряд дарвиновских данных относительно соотношения числа экземпляров двух — в случае диморфных и трех — в случае триморфных растений форм в природе. В большинстве случаев, как мы видели уже на примере дербенника, новые данные не вносят существенных изменений. Как продуманно нужно приступать к трудоемким подсчетам и каким осто-

рожным быть в выводах, показывает пример Греты фон Убиш. Эта исследовательница, хотя и признает в своей монографии, что «чтение его (Дарвина) книги представляет не только исторический интерес, но и является необходимым для всех желающих серьезно заняться гетеростилией», в то же время хочет во что бы то ни стало «исправить» Дарвина. По ее мнению, «в настоящее время мы сделались значительно осторожнее по отношению к этим вопросам. Мы знаем, что Дарвин ошибался, допуская наследование случайно появляющихся, а также полезных вариаций, и что его ввела в эту ошибку неизвестная ему, почти безгранично многообразная способность к комбинациям видов, отличающихся многими наследственными единицами». * После этого общего выпада против дарвинизма Убиш, приведя все известные ей данные по соотношению количества двух форм примул в природе, решает, что короткостолбчатые растения встречаются несколько чаще и объясняет этот перевес иллегитимным опылением короткостолбчатых растений.

Количество длинностолбчатых и короткостолбчатых форм примул (по Убиш)

Наблюдатель	Вид	Длинностолбчатые	Короткостолбчатые
Дарвин	*Primula officinalis*	241	281
Брейтенбах	*P. elatior*	467	411
Н. ф. Геннер		770	865
Г. Капперт		46	45
Г. ф. Убиш		507	511
Скотт (Дарвин)	*P. acaulis*	44	56
Дарвин		36	40
	Общее число	2111	2209

Между тем, Дарвин показал, что самоопыление лучше удается в природе и дает лучшие результаты у длинностолбчатых примул, чем у короткостолбчатых. Эти данные Дарвина были вполне подтверждены впоследствии исследованиями Корренса, ** а исследования Лео Эррера показали, что преобладание короткостолбчатых цветов, наблюдавшееся некоторыми исследователями, объясняется в одних случаях слишком малым количеством подсчетов, в других же — своеобразным искусственным отбором. Эррера подсчитал на 17 местообитаниях под Брюсселем 6 024 экземпляра *Primula elatior*. Из них 50,9% было длинностолбчатых и 49,1% короткостолбчатых. Средняя ошибка среднего отклонения от отношения 1 : 1, равного 0,9%, равнялась 0,64%. Поэтому статистически отклонением можно пренебречь и считать, что при подсчете достаточно большого количества экземпляров получится равная встречаемость обеих форм. Собирая цветы, Эррера сделал интересное наблюдение. Ока-

* G. von Ubisch, Genetisch-physiologische Analyse der Heterostylie, «Bibliographia Genetica», 2, 1925.

** C. Correns, Zahlen- und Gewichtsverhältnisse bei einigen heterostylen Pflanzen. «Biolog. Zentralblatt», 41. S. 97—109, 1921.

зывается, при сборе цветов в букеты сборщики предпочитают длинностолбчатые цветы, как более бросающиеся в глаза. Эррера купил букетиками 3848 соцветий. Из них 55,5% было длинностолбчатых и 44,5% короткостолбчатых. Здесь отклонение от отношения 1 : 1 несомненно. Поэтому исследователь, производящий сборы без выбора на обобранном уже лугу, получит, несомненно, преобладание короткостолбчатых.*

Таким образом, нужно считать, что без вмешательства человека большинство диморфных видов представлено в природе двумя формами в равном количестве. У многолетних растений это соотношение между формами может быть нарушено вследствие различной способности двух форм к вегетативному размножению. Корренс сравнивал путем взвешивания относительное развитие длинностолбчатой и короткостолбчатой форм у однолетников. Взвешены были тысячи длинностолбчатых и короткостолбчатых растений. Оказалось, что растения, принадлежащие к разным формам, весят в среднем одинаково.

Центр тяжести как работы Дарвина, так и работы последующих исследователей проблемы гетеростилии лежал в попытке выяснения происхождения этого явления. Были попытки, и очень многочисленные, решить проблему гетеростилии с помощью генетического метода. Основной порок большинства этих работ — столь характерная для формальных генетиков вера в неизменяемость «гена» и отрицательное отношение к экологическому принципу Дарвина, к его неизменному стремлению понять любое биологическое явление, исходя из глубокой связи организма с окружающей его средой. Дарвин и дарвинисты считают, что каждое наблюдаемое в природе сколько-нибудь крупное изменение в строении растений по сравнению с его ближайшими родственниками должно быть экологически понятно, т. е. давать в определенной исторической обстановке какое-то преимущество в борьбе за существование. Отвергнув этот подход, критики Дарвина оказались в тупике.

Что касается клейстогамных цветов, то и здесь позднейшие исследования лишь дополнили и подтвердили наблюдения и выводы Дарвина. Подтвердилось, например, что развитие клейстогамных цветов в значительной степени зависит от внешних факторов. Так, Упхоф ** нашел, что у *Mayaca fluviatilis* в солнечную погоду преобладают хазмогамные цветы; в дождливую они едва развиваются, а под водой образуются исключительно клейстогамные цветы. Верт описал *Ranunculus moseleyi* с Кергуленских островов, развивающий на воздухе желтые хазмогамные цветы, а под водой зеленые клейстогамные. *** Замечательно, что один и тот же фактор на различные виды действует по-разному. Вернее, различные растения реагируют на один и тот же фактор по-разному, как это опять-таки было подчеркнуто Дарвином в «Различных формах цветов». Так, у многих водных растений, например, у *Elatine hexandra*, *E. hydropiper* и др., под водой развиваются клейстогамные цветы. В то же время ведущие водный образ жизни *Limosella aquatica* и *Polygonum hydropiper* лишены этой способности. **** В тропи-

* Errera, Sur les charactères heterostyliques secondaires des Primevères. «Rec. trav. Inst. Bruxelles», 6, p. 223, 1905.

** J. C. Th. Uphof, Cleistogamic flowers, «Bot. Rev.», 4, p. 21—49, 1938.

*** E. Werth, Vegetation der subantarctischen Inseln, «Deutsch. Südpolar. Exped. 1901—1903», 1911.

**** H. Glück, Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfpflanzen, 3, S. 612—613, 1911.

ческих странах с засушливым периодом толчком к появлению клейстогамных цветов является не избыточное увлажнение, а засуха. Эггерс наблюдал образование клейстогамных цветов в начале и в конце засушливого периода у растений вест-индских саванн. * Гёбель наблюдал появление клейстогамных цветов у *Impatiens parviflora* в окрестностях Мюнхена в засушливые годы. Затенение также может вызывать появление клейстогамных цветов. Способность образовывать клейстогамные цветы в различной степени передается по наследству. Значительно дополнен дарвиновский список растений, способных образовывать клей-



Рис. 27. ***Elatine hexandra*** DC. (повойничек шеститычиночный).

Рис. 28. ***Impatiens parviflora*** DC. (недотрога мелкоцветковая).

стогамные цветы. Но дополнения эти ничего не меняют по существу. Положение Дарвина, что клейстогамия не приурочена к какому-либо определенному ряду развития и в различных рядах возникала и развивалась совершенно независимо, остается в силе.

Очень интересный материал получен по диморфизму цветов в соцветиях-цветах, или антодиях. Всем, конечно, известны цветоподобные соцветия василька, маргаритки, астры. Неботаники и называют их обычно цветами. Еще Шпренгель заметил, что краевые цветы соцветия василька не увядают до тех пор, пока не распустятся все срединные цветы. Объяснение этому явлению дал Дарвин в «Разных формах цветов». Он пишет: «То, что краевые цветы сложноцветных остаются до тех пор, пока все цветы в корзинке не будут опылены, ясно пока-

* E. Eggers, Kleistogamie einiger Westindischen Pflanzen. «Bot. Centralbl.», 8, S. 57—59, 1881.

зывает роль их». В этих случаях, по Гильдебранду,* «мы имеем пример того, как давно и регулярно протекающий физиологический процесс — увядание лепестков после оплодотворения — задержан, подчинен биологической цели — образовать вывеску для остальных невзрачных цветов соцветия». Оказывается, то же самое наблюдается в антодиях и в других семействах. Так, например, по наблюдениям В. В. Письяуковой,** у крестоцветного разнолепестника *Iberis taurica* лепестки краевых цветов соцветия не увядают после опыления их рылец: «Внимательное наблюдение за краевыми цветами показывает следующее: в цветках пыльники давно увяли, оплодотворенная завязь начинает увеличиваться, развиваясь (в случае, если она нормальна), а лепестки их не только не увядают, а, наоборот, приобретают еще более интенсивную окраску и растут». В то же время, на основании закона компенсации, выдвигавшегося уже Дарвином, в краевых цветах наблюдается постепенное абортирование пыльников. У *Scabiosa atropurpurea*, по данным того же исследователя, краевые цветы в $1^1/_2$ раза крупнее срединных, и в то время как последние актиноморфны, краевые резко зигоморфны. Краевые цветы не увядают до распускания всех цветов соцветия, которое идет от периферии к центру. Наблюдаются все степени абортирования тычинок в краевых цветах. Количество пыльцы в них меньше, чем в пыльниках тычинок срединных цветов. Жизнеспособность пыльцы краевых цветов меньше (средний процент прорастания пыльцы краевых цветов 74, срединных 89). Образование цветов-соцветий, или антодиев, не приурочено к какому-либо определенному ряду развития цветковых или к какому-либо отряду их. Они зарегистрированы до сих пор в 36 семействах. Здесь мы видим то же явление, что и в случае гетеростилии и клейстогамии. Антодии возникают как приспособление к перекрестному опылению с помощью насекомых, причем весь организм претерпевает глубокие изменения. Выделяется группа цветов, в крайних случаях лишающихся способности образовывать семена и превращающихся в вывески.

Из этого краткого обзора видно, что идеи Дарвина, развитые им в его книге «Различные формы цветов у растений одного и того же вида», живы до сих пор и толкают нас на дальнейшие исследования в этой области. Широкое развертывание работ в области морфологии и биологии цветка позволит на дарвиновском фундаменте построить теорию цветка, вполне отвечающую нашим теоретическим установкам и запросам практики.

А. И. Ильинский

* Fr. Hildebrand, Ueber die Zunahme des Schauapparates. «Jahrb. f. wiss. Bot.», 17, S. 628, 1886.

** В. В. Письяукова, Направление эволюции соцветий некоторых Cruciferae и Dipsacaceae. «Ученые записки Ленингр. пед. инст. им. А. И. Герцена», 16, 6, стр. 35—106, 1939.

РАЗЛИЧНЫЕ ФОРМЫ ЦВЕТОВ У РАСТЕНИЙ ОДНОГО И ТОГО ЖЕ ВИДА



ЧАРЛЗА ДАРВИНА

МАГИСТРА НАУК,

ЧЛЕНА КОРОЛЕВСКОГО ОБЩЕСТВА

ПРОФЕССОРУ

АЗА ГРЕЮ

ЭТА РАБОТА

ПОСВЯЩАЕТСЯ

АВТОРОМ

КАК СЛАБАЯ ДАНЬ

УВАЖЕНИЯ И ЛЮБВИ

ПРЕДИСЛОВИЕ КО ВТОРОМУ ИЗДАНИЮ

Со времени выхода в свет первого издания этой книги в 1877 г. появился ряд работ по рассмотренным в ней вопросам и мною было получено много писем. Я хочу здесь вкратце изложить их содержание, для того чтобы помочь тем, кто впоследствии займется тем же предметом. Текст книги оставлен в том же виде, как он появился впервые, за исключением исправления небольшого числа ошибок.

Д-р А.Эрнст очень ясно доказал («Nature», 1 января 1880 г.,стр. 217), что *Melochia parvifolia*, растение, обычное близ Каракаса, гетеростильна. Зерна пыльцы, как обычно, отличаются у двух форм по размерам, то же наблюдается и на сосочках на их рыльцах. Иллегитимное опыление, особенно, если бралась пыльца того же самого цветка, было гораздо менее плодовитым, чем легитимное. Новое семейство Byttneriaceae прибавляется здесь, таким образом, к семействам, содержащим гетеростильные растения.

Эррара и Гевер опубликовали работу о гетеростилии *Primula elatior* в «Bull. Soc. R. Bot. Belg.», t. XVII, 1879.

Я цитировал (стр. 101) утверждение д-ра Алефельда, что ни один из американских видов Linum не является гетеростильным. Это утверждение оспаривалось Куном («Bot. Zeit.», 1866, S. 201), но после того было подтверждено д-ром Игн. Урбаном в «Linnaea» (B. VII, S. 621). М-р Михэн («Bull. Torrey Bot. Club», vol. VI, p. 189) пытался заронить сомнения относительно правильности моих наблюдений над стерильностью форм *L. perenne* при опылении их пыльцой той же самой формы только потому, что якобы одно растение из Колорадо дало семена при самоопылении; но, как и можно было ожидать и как это достаточно очевидно из замечаний известного рецензента в «American Journal of Science», м-р Михэн принял *L. Lewisii*, который не гетеростилен, за *L. perenne*.

Среди бурачниковых *Lithospermum canescens* отличается, согласно м-ру Эрвину Ф. Смиту («Bot. Gazette», United States, vol. IV, 1879, p. 168), от гетеростильных видов этого рода тем, что время от времени у него наблюдается среднестолбчатая форма, которая имеет короткий столбик, подобно короткостолбчатой форме, и короткие тычинки, как у длинностолбчатой формы. Все формы, повидимому, изменчивы, и случай этот требует дальнейших исследований.

М-р Алекс. С. Уильсон сообщил мне, что, сравнивая зерна пыльцы длинностолбчатого растения *Erythraea centaurium* с пыльцой короткостолбчатого растения с острова Арран, он установил, что они отличаются размером и формой, как и в случае бесспорно гетеростильной *Menyanthes trifoliata*, растения из того же семейства горечавковых. Я сам раньше наблюдал значительные различия в строении цветов у разных растений этого вида, но не мог установить, что они образуют две различные формы.

Rubiaceae содержат значительно больше гетеростильных растений, чем какое-либо другое семейство, и теперь можно добавить еще несколько дополнительных фактов. М-р К. Б. Кларк был столь любезен, что прислал мне сделанные в Индии рисунки двух крайне разнящихся форм *Adenosacme longifolia*. Он отмечает, «что своеобразие этого случая не в разнице в длине столбиков и тычинок у двух форм, но в очень большой разнице в месте прикрепления тычинок». Существует также среднестолбчатая форма с коротким столбиком и короткими тычинками, расположенными на одном и том же уровне и только немного превышающими трубку венчика. М-р Кларк добавляет, что гетеростилия совершенно обычна в трибе [подсемействе] кофейных. М-р Хайрн в своих наблюдениях над Rubiaceae тропической Африки («Journal Linn. Soc. Bot.», vol. XVI, 1877, p. 252) отмечает, что диморфизм является обычным или, по крайней мере, свойственным некоторым видам в четырех или пяти родах трибы Hedyotideae. М-р М. С. Эванс утверждает («Nature», 19 сент. 1878 г., стр. 543), что в Натале есть гетеростильное мареновое, которое иногда, хотя и редко, дает третью форму, со столбиком и тычинками одинаковой длины, выдающимися над зевом венчика. Он добавляет, что нашел четыре других гетеростильных диморфных растения, из которых одно однодольное.

Наконец, я привел (стр. 123) *Bouvardia leiantha* в качестве сомнительного гетеростильного растения; м-р Бейли прислал мне теперь засушенный экземпляр, и поскольку дело идет о длине столбика и тычинок, вид является совершенно несомненно гетеростильным; однако не удалось обнаружить разницы в размерах зерен пыльцы, так что случай должен остаться все-таки в числе сомнительных.

По отношению к триморфным гетеростильным растениям д-р Кёне, описавший бразильские Lythraceae, прислал мне с большой любезностью обстоятельный обзор последних. Ему известны двадцать один вид гетеростильных и 340 гомостильных видов. Он сообщил мне, что *Lythrum thymifolia* не гетеростилен и что, вероятно, я получил под этим названием какой-нибудь другой вид. Имеется несколько диморфных видов в Америке. *Pemphis acidula* отчетливо диморфен, как и некоторые виды Rotala и Nesaea; эти два новых гетеростильных рода присоединены к семейству Lythraceae. Д-р Кёне не думает, чтобы какой-либо вид Lagerstroemia был гетеростилен или триморфен. Он прислал мне также общие соображения, вполне заслуживающие того, чтобы быть принятыми, а именно, он думает, что гетеростилия развивалась из модификаций растений, имеющих тенденцию к полигамии или диэции.

На стр. 156 указывается, что м-р Легджет несколько сомневался в том, действительно ли *Pontederia cordata* триморфна и гетеростильна, но после этого он написал мне, что его сомнения исчезли; см. также относительно этого «Bull. Torrey Bot. Club», vol. VI, 1877, p. 170. Все три формы этой Pontederia, повидимому, чрезвычайно изменчивы. М-р Легджет сообщает мне, что опылителями этого растения являются шмели.

О происхождении двудомности, разбираемом в начале седьмой главы, Герман Мюллер дал несколько интересных замечаний в «Kosmos», 1877, стр. 290. Тот же автор показал (там же, стр. 130), что *Valeriana dioica* существует в виде четырех форм, чрезвычайно близких к четырем формам Rhamnus, описанным мною в той же главе. Крайне желательно, чтобы кто-нибудь поэкспериментировал с этими формами и выяснил их значение. Бернэ опубликовал («Bull. Soc. Bot. France», t. XXV, 1878) работу, озаглавленную «Disjonction des sexes dans *l'Euonymus*

Europaeus», которую можно сравнить с моими наблюдениями над тем же растением. Я констатировал на стр. 223, что мне не удалось найти гермафродитных экземпляров падуба, однако, согласно м-ру Гибберду («Gard. Chron.», 1877, стр. 39 и 776), таковые встречаются среди многих культурных разновидностей [этого вида]. Правда, заключение это далеко не окончательное, так как, повидимому, м-р Гибберд не исследовал под микроскопом пыльцу растений, несомненно приносящих ягоды. Деревья *Juglans cinerea* в Соед. Штатах однодомны и, как и у *J. regia*, двух типов, — одни протерандричны, а другие протерогиничны (м-р Ч. Д. Прингль в «Bot. Gazette», vol. IV, 1879, p. 237); таким образом, обеспечивается перекрестное опыление между различными деревьями. М-р А. С. Уильсон сообщил мне, что *Silene inflata* полигамна в Бен-Лоуерсе, так как он нашел там гермафродитные, мужские и женские растения. Упоминаю об этом случае здесь, так как на женских растениях цветы мелки подобно женским цветам в гинодиэцичном подклассе. В одной статье в «Bull. Torrey Bot. Club», июль, 1871, про эту Silene, правда, говорится, что она гинодиэцична. *Asparagus officinalis* также полигамна, и женские цветы у нее вдвое меньше мужских; см. «Gard. Chron.», 25 мая 1878 г.; также Брейтенбах в «Bot. Zeit.», 1878 г., стр. 163.

К моему списку гинодиэцичных растений, или таких, у которых существуют гермафродитные и женские экземпляры, теперь могут быть сделаны многочисленные добавления; а именно, согласно м-ру Уайтлегу («Nature», 3 окт. 1878 г., стр. 588), сюда относятся: *Stachys germanica*, *Ranunculus acris*, *repens* и *bulbosus*. Г. Мюллер нашел в Альпах («Nature», 1878, стр. 516) *Geranium sylvaticum* и *Dianthus superbus* в этом состоянии, причем у первого вида женские цветы были меньшего размера. Как он сообщает мне в письме, то же имеет место и у *Salvia pratensis*. Я получил дополнительное сообщение о том, что *Plantago lanceolata* гинодиэцичен в Англии, а д-р Ф. Людвиг из Грейца прислал мне описание не менее пяти форм этого растения, которые переходят одна в другую; промежуточные формы сравнительно редки, между тем как гермафродитная форма является обычнейшей. Учитывая ступени, через которые достигается гинодиэцичное состояние, Г. Мюллер поддерживает рядом сильных аргументов («Kosmos», 1877, стр. 23, 128 и 290) точку зрения, предложенную им, и некоторые ботаники считают ее более вероятной, чем развитую мною; см., напр., «Journal of Botany», дек. 1877 г., стр. 376.

Я утверждал (стр. 49), что, опросив многих ботаников, я не слышал от них ни об одном случае, за исключением одного сомнительного, существования андродиэцичных растений, т. е. наличия гермафродитных и мужских экземпляров [у одного и того же вида]. Но Г. Мюллер («Nature», 12 сент. 1878 г., стр. 159) нашел в Альпах *Veratrum album*, *Drayas octopetala* и *Geum reptans* в этом состоянии. Интересно, что венчики мужских цветов не уменьшены, подобно венчикам женских цветов у гинодиэцичных растений. Аза Грей имеет также основания предполагать, что *Diospyros virginiana* может быть андродиэцичным.

Восьмая глава книги посвящена клейстогамным цветам. Я вычеркнул из списка, помещенного в ней, четыре рода на основании указаний, сообщенных мне м-ром Бентамом и Аза Греем. С другой стороны, в него включено вновь пятнадцать родов. М-р Бентам сообщил мне, что южноамериканская *Trifolium polymorphum* образует настоящие клейстогамные цветы. Dalibarda, Milium и Vilfa были включены в список на основании указаний А. Грея в его рецензии на эту книгу в «American Journal of Science». Клейстогамные цветы Danthonia описаны Принглем в

«American Naturalist», 1878, стр. 248, а клейстогамные цветы другого рода злаков, Diplachne, Ашерзоном в «Sitzungsb. der Gesell. Natur. Freunde, Berlin», 21 дек. 1869 г. Krascheninnikovia включена в список на основании заметки в «Journal of Botany», 1877, стр. 377. Баталин опубликовал работу («Acta Hort. Petropol.», том V, вып. 2, 1878) «Kleistogamische Blüthen der Caryophylleen», а именно о Cerastium и Polycarpon. Ф. Людвиг описал клейстогамные цветы *Collomia grandiflora* в «Sitzb. Bot. Vereins, Brandenburg», 25 авг. 1876; см. также о том же предмете Шарлок в «Bot. Zeitung», 1878, стр. 641. А. Гризебах обстоятельно описал («Nachrichten K. Gesell. der Wissen. zu Göttingen», 1 июня 1878) клейстогамные цветы, образуемые *Cardamine chenopodifolia*, которые сами зарываются затем в землю. См. также об этом Друде в «Sitzb. d. Versamml. d. Naturf. in Cassel», 1878. На основании заметки, полученной от д-ра Кёне, очевидно, что *Ammannia latifolia* дает клейстогамные цветы. Согласно м-ру Бесси («American Naturalist», 1878, стр. 69), подобный же случай имеется и у *Lithospermum longiflorum*. Три рода орхидей присоединены к списку на основании сообщения, полученного мною от м-ра Спенсера Мура, и заметок в «Journal of Botany», 1877, стр. 377. Наконец, м-р Беннетт опубликовал («Journ. Linn. Soc. Bot.», № 101, 1879) несколько дополнительных «Заметок о клейстогамных цветах», главным образом у Viola и Impatiens.

Учитывая мое утверждение (стр. 242), основанное на данных м-ра Уоллиса, что *Drosera rotundifolia* раскрывает цветы только ранним утром, м-р Конибир сообщил мне, что однажды в Корнуолле он видел в 2 часа пополудни участок, «усеянный вполне раскрытыми цветами этого вида». До этого он долго старался найти это растение с раскрытыми цветами.

Число видов, у которых сухой плод, развивающийся из клейстогамных цветов, зарывается сам в землю, значительно. Я объяснял (стр. 247) этот процесс выгодой, получаемой таким образом для защиты от различных врагов, и можно привести многое в пользу этого взгляда; однако м-р У. Тизельтон Дайер в своей интересной статье («Nature», 4 апреля 1878 г., стр. 446) обратил внимание на наблюдения, сделанные уже давно м-ром Бентамом («Catalogue des Plantes indig. des Pyrénées», 1826, p. 85) над плодоношением *Helianthemum prostratum*. Он думает, как и м-р Дайер, что коробочки этого Helianthemum и некоторых других растений (например, Cyclamen), лежащие на земле, сохраняют влажность и остаются прохладными; благодаря этому они созревают медленно и не способны дорастать до больших размеров. В этом простом акте мы видим, вероятно, первый шаг к развивающемуся затем процессу и к образованию коробочек, самозакапывающихся в землю. В некоторых случаях разница между воздушными и подземными плодами, развивающимися в обоих случаях из клейстогамных цветов, необычайна: м-р Михэн прислал мне три подземных плода *Amphicarpaea monoica*, содержащих каждый по одному крупному семени; мои собственные растения дали несколько наземных плодов, содержащих каждый от одного до трех мелких семян. Последние весили в среднем только $^1/_{70}$ веса подземных семян! Эта разница, впрочем, не совсем точна, так как стенки подземных плодов настолько прочно срастаются с семенем, что не могут быть удалены с последнего, а потому взвешивались вместе с ним; но благодаря своей тонкости и легкости они едва ли могли сильно повлиять на результат.[1]

[*1880*]

THE

DIFFERENT FORMS OF FLOWERS

ON

PLANTS OF THE SAME SPECIES.

By CHARLES DARWIN, M.A., F.R.S.

WITH ILLUSTRATIONS.

LONDON:
JOHN MURRAY, ALBEMARLE STREET.
1877.

Титульный лист первого издания работы Ч. Дарвина «Различные формы цветов у растений одного и того же вида»

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие . 35
Введение . . 43

ГЛАВА I

Гетеростильные диморфные растения: Primulaceae

Primula veris, или баранчики.— Различия в строении двух форм.— Степени их плодовитости при легитимном и иллегитимном соединении [опылении].— *P. elatior, vulgaris, Sinensis, auricula* и пр.— Краткий обзор плодовитости гетеростильных видов Primula.— Гомостильные виды Primula.— *Hottonia palustris*.— *Androsace Vitalliana* 51

ГЛАВА II

Гибридные примулы

Oxlip [«бычья губа»] — естественный гибрид между *Primula veris* и *vulgaris*.— Различия в структуре и функции между двумя родительскими видами.— Результат скрещивания длинностолбчатой и короткостолбчатой Oxlip друг с другом и с двумя формами обоих родительских видов.— Характер потомства искусственно самоопыленной и естественно перекрестно опыленной Oxlip.— *Primula elatior* является самостоятельным видом.— Гибриды между другими гетеростильными видами Primula.— Дополнительное замечание о спонтанно образующихся гибридах в роде Verbascum 76

ГЛАВА III

Гетеростильные диморфные растения

(*Продолжение*)

Linum grandiflorum, длинностолбчатая форма совершенно стерильна при опылении пыльцой той же формы.— *Linum perenne*, закручивание пестиков только у одной длинностолбчатой формы.— Гомостильные виды Linum.— *Pulmonaria officinalis*, замечательная разница в плодовитости при самоопылении между английскими и германскими длинностолбчатыми растениями.— *Pulmonaria angustifolia* представляет собою самостоятельный вид; длинностолбчатая форма совершенно самостерильна.— *Polygonum fagopyrum*.— Различные другие гетеростильные роды.— Rubiaceae.— *Mitchella repens*, попарная плодовитость цветов.— Houstonia.—Faramea, замечательные различия пыльцевых зерен двух форм, закручивание тычинок только у одной короткостолбчатой формы; развитие еще не полное.— Гетеростильная структура во многих родах Rubiaceae не является следствием их общего происхождения 91

ГЛАВА IV

Гетеростильные триморфные растения

Lythrum salicaria.— Описание трех форм.— Их способность к взаимному опылению и сложный способ его.— Возможны восемнадцать различ-

ных союзов.— Среднестолбчатая форма по своей природе исключительно женская.— *Lythrum Graefferi* также триморфен.— *L. thymifolia* диморфен.— *L. hyssopifolia* гомостилен.— *Nesaea verticillata* триморфна.— Lagerstroemia, ее природа сомнительна.— Триморфные виды Oxalis.— *O. Valdiviana.*— *O. Regnelli*, иллегитимные союзы совершенно бесплодны.— *O. speciosa.*— *O. sensitiva*,— Гомостильные виды Oxalis.— Pontederia, единственный род однородных, о котором известно, что он включает гетеростильные виды 124

ГЛАВА V

Иллегитимное потомство гетеростильных растений

Иллегитимное потомство всех трех форм *Lythrum salicaria.*— Его карликовый рост и стерильность; часть его совершенно бесплодна, часть плодовита.— Oxalis, наследование формы легитимными и иллегитимными сеянцами.— *Primula Sinensis*, иллегитимное потомство до известной степени карликово и неплодовито.— Равностолбчатые разновидности *P. Sinensis*, *auricula*, *farinosa* и *elatior.*— *P. vulgaris*, красноцветная разновидность, иллегитимные сеянцы стерильны.— *P. veris*, иллегитимные растения, выращенные на протяжении ряда последовательных поколений, их карликовый рост и стерильность.— Равностолбчатые разновидности *P. veris.*— Наследование формы у Pulmonaria и Polygonum.— Заключительные замечания.— Тесный параллелизм между иллегитимным опылением и гибридизацией 157

ГЛАВА VI

Заключительные замечания о гетеростильных растениях

Существенный признак гетеростильных растений.— Краткий обзор различий в плодовитости легитимно и иллегитимно опыленных растений.— Диаметр зерен пыльцы, размер пыльников и строение рылец у различных форм.— Родственные отношения родов, заключающих гетеростильные виды.— Природа преимуществ, проистекающих из гетеростилии.— Способы, при помощи которых растения становятся гетеростильными.— [Наследственная] передача формы.— Равностолбчатые разновидности гетеростильных растений.— Заключительные замечания 192

ГЛАВА VII

Полигамные, двудомные и гинодиэцичные растения

Различные пути превращения гермафродитных растений в двудомные.— Гетеростильные растения, превратившиеся в двудомные.— Rubiaceae.— Verbenaceae.— Полигамные и частично-двудомные растения.— Euonymus.— Fragaria.— Две субформы каждого пола у Rhamnus и Epigaea.— Ilex.— Гинодиэцичные растения.— Thymus, различие в плодовитости гермафродитных и женских особей.— Satureia.— Способ, при помощи которого, вероятно, возникли две формы.— Scabiosa и другие гинодиэцичные растения.— Разница в величине венчика у [различных] форм полигамных, двудомных и гинодиэцичных растений 212

ГЛАВА VIII

Клейстогамные цветы

Общий характер клейстогамных цветов.— Список родов, имеющих такие цветы, и их распределение в системе растений.— Viola, описание клейстогамных цветов у различных видов, их плодовитость в сравнении с плодовитостью нормальных цветов.— *Oxalis acetosella.*— *O. sensitiva*, три формы клейстогамных цветов.— Vandellia.— Ononis.— Impatiens.— Drosera.— Разные наблюдения над другими клейстогамными растениями.— Анемофильные виды, приносящие клейстогамные цветы.— Leersia редко развивает нормальные цветы.— Краткий обзор и заключительные замечания о происхождении клейстогамных цветов.— Важнейшие выводы, которые можно извлечь из наблюдений, приведенных в этом томе 231

РАЗЛИЧНЫЕ ФОРМЫ ЦВЕТОВ
У РАСТЕНИЙ ОДНОГО И ТОГО ЖЕ ВИДА

ВВЕДЕНИЕ

Предмет настоящего сочинения, а именно различно устроенные цветы, нормально развивающиеся у некоторых видов растений либо на одном и том же экземпляре либо на разных экземплярах, должен был бы разрабатываться ботаником-профессионалом — звание, на которое я не могу претендовать. Поскольку дело касается половых отношений цветов, [надо отметить, что] уже давно Линней разделил их на гермафродитные,[2] однодомные, двудомные и полигамные[3] виды. Это основное деление с рядом подразделений в каждом из четырех классов, послужит и для моих целей, хотя классификация эта искусственна и группы часто переходят одна в другую.

Гермафродитный класс содержит две интересных подгруппы, а именно — гетеростильных и клейстогамных растений; но имеется еще ряд других, менее важных подразделений, которые сейчас будут даны и в которых цветы, различающиеся друг от друга в том или ином отношении, развиваются на растениях одного и того же вида.

Несколько лет тому назад в серии статей, доложенных в Линнеевском обществе, * мною был описан ряд растений, которые имеют два или три типа особей, различающихся как по длине своих столбиков и тычинок, так и в других отношениях. Они были названы мною диморфными и триморфными, но впоследствии Гильдебранд предложил более удачное название — гетеростильные растения. [4]** Так как у меня

* On the Two Forms, or Dimorphic Condition in the Species of Primula, and on their remarkable Sexual Relations.«Journal of the Proceedings of the Linnean Society», vol. VI, 1862, p. 77.

On the Existence of Two Forms, and on their Reciprocal Sexual Relation, in several Species of the Genus Linum. Ibid., vol. VII, 1863, p. 69.

On the Sexual Relations of the Three Forms of *Lythrum salicaria*. Ibid., vol. VIII, 1864, p. 169.

On the Character and Hybridlike Nature of the Offspring from the Illegitimate Unions of Dimorphic and Trimorphic Plants. Ibid., vol. X, 1868, p. 393.

On the Specific Differences between *Primula veris*, Brit. Fl. (var. *officinalis*, Linn.), *P. vulgaris*, Brit. Fl. (var. *acaulis*, Linn.), and *P. elatior*, Jacq.; and on the Hybrid Nature of the Common Oxlip. With Supplementary Remarks on Naturally Produced Hybrids in the Genus Verbascum. Ibid., vol. X, 1868, p. 437.

** Термин «гетеростильный» не исчерпывает всех различий между формами, но это недостаток, общий многим терминам. Так как этот термин принят в различных странах, я не склонен менять его на *heterogone* и *heterogonous*,[5] хотя последний термин предложен таким большим авторитетом, как проф. Аза Грей; см. «American Naturalist», янв. 1877, стр. 42.

имелось еще много неопубликованных наблюдений над этими растениями, то мне показалось уместным переиздать мои прежние работы в связной и исправленной форме вместе с новыми материалами. [Здесь] будет показано, что гетеростильные растения приспособлены к перекрестному опылению[6] таким образом, что две или три формы хотя и имеют гермафродитные цветы, но по отношению друг к другу подобны мужским и женским экземплярам обычных однополых животных. Я хочу дать также полную сводку наблюдений, опубликованных со времени выхода в свет моих работ, однако отмечены будут только те факты, достоверность которых более или менее бесспорна. Некоторые растения принимались за гетеростильные на основании лишь значительных колебаний в длине их столбиков и тычинок, и я сам не раз впадал в подобное заблуждение. У некоторых видов столбики продолжают расти очень долго, так что, сравнивая их старые и молодые цветы, можно подумать, что растение гетеростильно. Кроме того, вид, имеющий наклонность стать двудомным,— с недоразвитыми тычинками у одних экземпляров и столбиками у других,— нередко производит обманчивое впечатление. До тех пор, однако, пока не доказано, что одна форма вполне плодовита только при опылении пыльцой другой формы, мы не можем быть вполне уверены в том, что вид гетеростилен. Но если столбики отличаются по величине в двух или трех группах особей и это сопровождается разницей в размерах зерен пыльцы или в состоянии рылец, мы можем предполагать с большой уверенностью, что вид гетеростилен. Иногда, впрочем, я полагался на различия между двумя формами, [выражающиеся в разной] длине одного только столбика или в длине рыльца, связанной с бо́льшим или меньшим развитием на нем сосочков; и в одном случае опыты на плодовитость двух форм показали, что различия этого рода достаточно убедительны.

Вторая из вышеуказанных подгрупп состоит из гермафродитных [обоеполых] растений, которые имеют два сорта цветов: одни — вполне развитые, раскрывающиеся, другие — мелкие, закрытые, с рудиментарными лепестками, причем часто некоторые из пыльников недоразвиты, между тем как остальные прижаты к сильно уменьшенным рыльцам; однако эти цветы вполне плодовиты. Они были названы д-ром Куном * клейстогамными[7] и будут описаны в последней главе этого тома. Они явно приспособлены к самоопылению, которое происходит с поразительно ничтожной затратой пыльцы; между тем совершенные цветы,[8] развивающиеся на том же растении, приспособлены к перекрестному опылению. Некоторые водяные растения, если они цветут под водой, не раскрывают своих венчиков, очевидно, для защиты своей пыльцы; поэтому они могут быть названы клейстогамными, но по соображениям, которые будут приведены в соответствующем месте, они не включены в эту подгруппу. Многие клейстогамные виды, как мы потом увидим, зарывают в землю свои пестики или молодые коробочки.[9] Некоторые растения образуют подземные цветы наряду с обычными,— они могут быть объединены в небольшую самостоятельную подгруппу.

* «Botanische Zeitung», 1867, стр. 65. Известен ряд растений, время от времени производящих цветы, лишенные венчика; но они относятся к другому классу, а не к клейстогамным цветам. Такое отсутствие венчика, повидимому, является результатом условий, в которых растения находились, и носит характер уродства. Все цветы на одном растении обычно видоизменены одинаково. Такие случаи, хотя иногда и относимые к клейстогамии, не относятся к предмету нашего настоящего исследования; см. Dr. Maxwell Masters, «Vegetable Teratology», 1869, p. 403.

Другая интересная подгруппа состоит из растений, открытых Г. Мюллером; некоторые особи их несут бросающиеся в глаза цветы, приспособленные к перекрестному опылению с помощью насекомых, и другие, более мелкие и менее заметные цветы, часто слабо видоизмененные в целях обеспечения самоопыления. *Lysimachia vulgaris*,[10] *Euphrasia officinalis*,[11] *Rhinanthus crista-galli* и *Viola tricolor*[12] попадают в эту группу. * Мелкие и менее заметные цветы у растений этой группы открыты, но поскольку целью, которой они служат, является обеспечение распространения вида, они приближаются по своей природе к клейстогамным цветам, отличаясь от последних тем, что два типа цветов развиваются у них на разных растениях.

У многих растений цветы по краям соцветия крупнее и более бросаются в глаза, чем цветы, расположенные в центре соцветия. Так как у меня не будет случая рассмотреть растения этого типа в последующих главах, то я приведу здесь некоторые подробности, касающиеся их. Общеизвестно, что краевые цветы сложноцветных часто резко отличаются от остальных цветов; то же самое имеет место у наружных цветов соцветия некоторых зонтичных, некоторых крестоцветных и у растений небольшого числа других семейств. Многие виды Hydrangea и Viburnum являются яркими образцами того же явления. В роде Mussaenda из Rubiaceae некоторые цветы имеют очень своеобразный облик благодаря развитию кончика одного из чашелистиков в крупное лепестковидное расширение, окрашенное в белый или в пурпурный цвет. Краевые цветы во многих родах семейства Acanthaceae крупны и очень бросаются в глаза, но бесплодны; следующие по порядку меньше, открыты, умеренно плодовиты, способны к перекрестному опылению; центральные же клейстогамны, еще мельче, закрыты и в высшей степени плодовиты. Таким образом, соцветие состоит здесь из трех типов цветов.[13] ** На основании того, что мы знаем в ряде других случаев о значении венчика, окрашенных прицветников и т. п., и на основании наблюдений Г. Мюллера, установившего,*** что частота посещений насекомыми соцветий зонтичных и сложноцветных в значительной степени определяется их заметностью, не может быть сомнений в том, что увеличение размеров венчика краевых цветов служит для привлечения насекомых, причем центральные цветы соцветия остаются, как и во всех вышеописанных случаях, мелкими. В результате это благоприятствует перекрестному опылению. Большинство цветов увядает вскоре после опыления, но Гильдебранд утверждает, **** что краевые цветы сложноцветных сохраняются надолго, до тех пор, пока все цветы в корзинке не будут опылены, и это ясно указывает на их роль. Краевые цветы служат и для других весьма разнообразных целей, например, заворачиваясь внутрь ночью и в холодную дождливую погоду, они защищают таким образом корзиночные цветы. ***** Кроме того, они часто содержат вещества, крайне ядовитые для насекомых, как это можно видеть из применения их для изготовления порошка от блох; для Pyrethrum г-н Бельом пока-

* H. Müller. «Nature», 25 сент. 1873 г. (том VIII), стр. 433, и 20 ноября 1873 г. (том IX), стр. 44. Также «Die Befruchtung der Blumen» и т. д., 1873, стр. 294.

** J. Scott, «Journal of Botany», London, New Series, vol. I, 1872, pp. 161—164.

*** Die Befruchtung der Blumen, S. 108, 412.

**** См. его интересную работу «Ueber die Geschlechtsverhältnisse bei den Compositen», 1869, S. 92.

*** Кёрнер ясно показал это в работе «Die Schutzmittel des Pollens», 1873, S. 28.

зал, что краевые цветы ядовитее корзиночных в 1,5 раза. Отсюда мы можем заключить, что краевые цветы являются полезными, защищая соцветия от поедания их насекомыми. *

Общеизвестен тот замечательный факт, что краевые цветы многих из вышеупомянутых растений, как, например, Hydrangea, Viburnum и ряд Compositae, утратили как мужские, так и женские органы размножения: либо же остаются недоразвитыми только одни мужские органы, как у многих Compositae. Как показал Гильдебранд, ** между бесполыми, женскими и обоеполыми цветами последних могут быть найдены тончайшие переходы. Он показал также, что существует тесная зависимость между размерами венчика краевых цветов и степенью недоразвития в них органов размножения. Так как мы имеем достаточно оснований думать, что эти цветы чрезвычайно полезны растениям, обладающим ими, особенно благодаря тому, что они делают цветочные корзинки более заметными для насекомых, то совершенно естественным является вывод, что их венчики увеличились в размерах для этих специальных целей, а такое развитие ведет затем, по принципу компенсации или равновесия, к большей или меньшей редукции органов размножения. Но может быть выдвинут и прямо противоположный взгляд, а именно, что сперва началось недоразвитие органов размножения, как это часто случается в культуре, *** а затем уже, путем компенсации более сильно развился венчик. Это, однако, мало вероятно, потому что когда гермафродитные растения становятся двудомными или гинодиэцичными, т. е. гермафродитными и женскими, венчик женских цветов почти неизменно уменьшается в размерах вследствие недоразвития мужских органов. Различие результатов в этих двух группах случаев, быть может, следовало бы объяснить тем, что материал, сбереженный путем недоразвития мужских органов в женских цветах гинодиэцичных и двудомных растений, используется (как мы увидим в одной из последующих глав) на образование увеличенного количества семян; между тем, в случае краевых цветочков и цветов у растений, о которых мы здесь только что говорили, этот материал расходуется на развитие бросающегося в глаза венчика. Начал ли увеличиваться в этом случае сначала венчик, что мне кажется более вероятным, или сперва начали дегенерировать органы размножения, развитие их в настоящее время находится в строгой корреляционной зависимости. Прекрасные иллюстрации этому мы видим у Hydrangea и Viburnum; в культуре у этих растений сильно развиваются венчики как наружных, так и внутренних цветов соцветия, а органы размножения абортируются.

Существует близко аналогичная подгруппа растений, содержащая род Muscari (или Feather Hyacinth [«перистый гиацинт»]) и родственный ему род Bellevalia; она производит как совершенные цветы, так и

* «Gardeners' Chronicle», 1861, p. 1067. Lindley, «Vegetable Kingdom» о Chrysanthemum, 1853, p. 706. Кёрнер в своей интересной работе («Die Schutzmittel der Blüthen gegen unberufene Cäste», 1875, S. 19) утверждает, что лепестки у большинства растений содержат вещества, неприятные для насекомых, а потому редко поедаются ими, благодаря чему таким образом защищаются органы плодоношения. Мой дед в 1790 г. («Loves of the Plants», песнь III, примечание к стихам 184 и 188) указал на то, что «цветы или лепестки растений, вероятно, в общем более едки, чем листья: поэтому они значительно реже поедаются насекомыми».

** «Ueber die Geschlechtsverhältnisse bei den Compositen», 1869, S. 78—91.

*** Я разобрал этот вопрос в своей книге «Изменения животных и растений под влиянием одомашнения», гл. XVIII, 2-е издание (vol. II, p. 152, 156) [см. наст. издание, том IV].

закрытые, похожие на почки образования, которые никогда не раскрываются. Последние сходны в этом отношении с клейстогамными цветами, но решительно отличаются от них своей стерильностью и яркостью. Не только недоразвитые цветочные почки и их цветоножки (удлиненные, видимо, согласно принципу компенсации), но и верхняя часть кисти ярко окрашены,— все это, без сомнения, для указания насекомым пути к малозаметным совершенным цветам. От случаев, подобных этому, мы можем перейти к некоторым Labiatae, например, к *Salvia Horminum*, у которого (как я слышал от м-ра Тизельтон Дайера) верхние прицветники сильно увеличены и ярко окрашены, без сомнения, с той же самой целью, что и в разобранном выше (см. стр. 46] случае недоразвитых цветов.

У моркови и некоторых близких к ней зонтичных лепестки центральных цветов несколько увеличены и окрашены в темный пурпурово-красный цвет; но нельзя предполагать, чтобы этот один единственный маленький цветок делал более заметным для насекомых весь крупный белый зонтик. Говорят, * что центральный цветок бесплоден, или стерилен, но я получил путем искусственного опыления одного из таких цветов совершенно нормальное семя (плод).[14] Иногда два или три цветка, ближайших к центральному, характеризуются таким же образом и, согласно Вошэ, ** «cette singulière dégénération s'étend quelquefois a l'ombelle entière».[15] Почти несомненно, что видоизмененный центральный цветок не имеет никакого функционального значения для растения. Может быть, он является пережитком прежнего, древнего состояния вида, когда один единственный цветок, центральный, был женским и производил семена, как в роде Echinophora из сем. зонтичных. Нет ничего неожиданного в том, что центральный цветок стремится сохранить первоначальное состояние дольше, чем остальные; ибо когда неправильные цветы становятся правильными, или пелорическими, они бывают большей частью центральными; такие пелорические цветы обязаны, по всей вероятности, своим возникновением либо задержке в развитии,— т. е. сохранению ранней стадии развития,— либо реверсии. Центральные, вполне развитые цветы у немалого числа растений в нормальных условиях (например, обыкновенная рута и Adoxa) отличаются несколько по строению и по числу частей от других цветов того же растения. Все такие случаи, повидимому, связаны с тем фактом, что верхушечная почка лучше питается, чем остальные, так как она получает больше соков. ***

Вышеупомянутые случаи относятся к гермафродитным видам,развивающим различно устроенные цветы, но существуют растения, производящие различно устроенные плоды;[16] список их дан д-ром Куном.**** У зонтичных и сложноцветных цветы, производящие эти плоды, также отличаются друг от друга, и различия в строении плодов очень существенны. Причины, вызвавшие различия в плодах одного и того же растения, неизвестны, и весьма сомнительно, чтобы различия эти служили какой-нибудь специальной цели.[17]

* Sir J. E. Smith, «The English Flora», 1824, vol. II. p. 39.

** Vaucher, «Hist. Phys. des Plantes d'Europe», 1841, t. II, p. 614. Об Echinophora — стр. 627.

*** Весь этот вопрос, включая пелоризм, рассмотрен с соответствующими ссылками в моей книге «Изменения животных и растений под влиянием одомашнения», гл. XXVI, 2-е изд. (vol. II, p. 338) [см. наст. издание, том IV].

**** «Bot. Zeitung» 1867, S. 67.

Мы переходим теперь к нашему второму классу — к однодомным видам, т. е. таким, у которых полы разделены, но развиваются на одном и том же растении. Цветы неизбежно отличаются друг от друга, но если в цветах одного пола имеются рудименты другого пола, то различие между двумя типами цветов обычно невелико. Если же различие велико, как мы видим это у сережкоцветных, то это зависит, главным образом, от того, что многие виды этого класса, как и ближайшего, или двудомного, класса опыляются с помощью ветра; * мужские цветы в этих случаях должны производить изумительные количества нелипкой пыльцы. Небольшое количество однодомных видов состоит из особей двух типов, цветы их отличаются по функции, но не по строению; у некоторых индивидов созревание пыльцы происходит раньше, чем женские цветы на том же растении оказываются готовыми к опылению; они называются протерандричными; на других индивидах, называемых протерогиничными, наоборот, рыльца созревают раньше пыльцы. Целью этих своеобразных функциональных различий является, очевидно, содействие перекрестному опылению между различными растениями. Случай этого рода впервые наблюдался Дельпино у грецкого ореха (*Juglans regia*), а впоследствии у лещины (*Corylus avellana*). По Г. Мюллеру, индивиды небольшого числа гермафродитных видов различаются между собой таким же образом: часть их протерандрична, другая же — протерогинична. ** У культурных деревьев грецкого ореха и шелковицы наблюдается недоразвитие мужских цветов на некоторых особях, *** которые, таким образом, превращаются в женские, но существуют ли в естественных условиях виды, у которых одновременно имеются однодомные и женские особи, я не знаю.

Третий класс заключает двудомные виды; по отношению к нему вполне приложимы замечания, сделанные при рассмотрении предыдущего класса относительно объема различий между мужскими и женскими цветами. В данный момент является необъяснимым тот факт, что у некоторых двудомных растений, из которых Restiaceae [18] Австралии и Мыса Доброй Надежды являются наиболее поразительным примером, дифференцировка полов настолько сказалась на всем растении (как я слышал от м-ра Тизельтон Дайера), что м-р Бентам и профессор Оливер часто считали невозможным относить мужские и женские экземпляры к одному и тому же виду. В моей седьмой главе [т. е. в седьмой главе этой книги] будут приведены наблюдения над постепенным превращением гетеростильных и обычных гермафродитных растений в двудомные или полудвудомные виды.

Четвертый, и последний, класс состоит из растений, которые были названы Линнеем полигамными; но мне кажется удобнее ограничиться применением этого термина только к видам, у которых одновременно существуют как гермафродитные, так мужские и женские цветы; дать новые названия ряду других комбинаций полов и является здесь моим

* Delpino, «Studi sopra uno Lignaggio Anemofilo», Firenze, 1871.

** Delpino, «Ult. Osservazioni sulla Dicogamia», part II, fasc. II, p. 337. Уэттерхен и Г. Мюллер о Corylus — «Nature», vol. XI, p. 507 и 1875, p. 26. О протерандричных и протерогиничных гермафродитных особях того же вида см. Г. Мюллер «Die Befruchtung» и пр., стр. 285, 339.

*** «Gardeners' Chron.», 1847, p. 541, 558.

намерением. Полигамные растения, в узком понимании этого термина, могут быть разбиты на две подгруппы в зависимости от того, встречаются ли все три типа цветов на одной особи или же на различных особях. Хорошим примером последней, или трехдомной, подгруппы является обыкновенный ясень (*Fraxinus excelsior*); я исследовал весной и осенью пятнадцать деревьев этого вида, росших на одном и том же поле; из них на восьми развились одни только мужские цветы, и осенью они не дали ни одного семени; четыре имели одни только женские цветы, которые дали массу семян; три были гермафродиты, сильно отличаясь по облику во время цветения от остальных деревьев,— два из них дали почти столько же семян, как и женские, между тем как третье дерево не дало семян, так что физиологически оно было мужским. Правда, разделение полов у ясеня неполное, так как женские цветы имеют тычинки, опадающие очень рано, а их пыльники, которые никогда не раскрываются и не трескаются, обычно содержат вместо пыльцы мясистую массу. На некоторых женских деревьях, впрочем, я находил небольшое количество пыльников, содержащих, повидимому, вполне нормальную пыльцу. На мужских деревьях в большинстве цветов имеются пестики, но они также опадают очень рано, и семяпочки, которые затем абортируются, очень малы по сравнению с семяпочками женских цветов того же возраста.

Хорошим примером другой, или однодомной, подгруппы полигамных растений, т. е. такой, у которой гермафродитные, мужские и женские цветы развиваются на одной и той же особи, является полевой клен (*Acer campestre*), но Лекок утверждает, * что некоторые деревья [этого вида] являются настоящими двудомными; это показывает, насколько легко одно состояние переходит в другое.

Значительное число растений, обычно причисляемых к полигамным, существует только в виде двух форм, а именно, гермафродитной и женской; их можно назвать гинодиэцичными; хорошим примером их является тимьян обыкновенный.[19] В седьмой главе моей книги я дам ряд наблюдений над растениями этого типа. Другие виды, например, многие виды Atriplex, несу на одном и том же растении как гермафродитные, так и женские цветы; их можно назвать, если нужно для них особое имя, гиномоноэцичными.

Имеются, далее, растения, которые образуют гермафродитные и мужские цветы на одной и той же особи, например, некоторые виды Galium, Veratrum и т. д.; их можно назвать андромоноэцичными. Если существуют растения, особи которых являются гермафродитными и мужскими, они могли бы быть выделены как андродиэцичные. Но несмотря на то, что я запрашивал по этому поводу многих ботаников, мне не удалось услышать ни об одном таком случае. Однако Лекок утверждает, ** не входя, правда, в детали, что некоторые экземпляры *Caltha palustris* образуют только мужские цветы и что они живут вперемежку с гермафродитными особями. Поразительна редкость таких случаев, как только что упомянутый, в то время как наличие гермафродитных и мужских цветов на одной и той же особи представляет собою довольно обычное явление; кажется, что Природа считает не сто̀ящим обрекать целую особь на производство только пыльцы, за исключением двудомных видов, где это совершенно неизбежно.

* Lecoq, «Géographie Botanique», t. V, p. 367.
** Lecoq, «Géographie Botanique», t. IV, p. 488.

Итак, я заканчиваю свой краткий обзор различных случаев,— поскольку они известны мне,— в которых цветы, различные по структуре или по функции, производятся одним и тем же видом растения. Все подробности относительно многих из этих растений будут даны в нижеследующих главах. Я начну с гетеростильных, затем перейду к некоторым двудомным, полудвудомным и полигамным видам и закончу клейстогамными. Для удобства читателя и экономии места менее важные факты и подробности напечатаны мелким шрифтом.

Я не могу закончить это введение, не выразив моей горячей признательности д-ру Гукеру за снабжение меня растениями и прочую помощь [которую он оказывал мне] и м-ру Тизельтон Дайеру и профессору Оливеру за многочисленные указания и прочее содействие. Равным образом разнообразную помощь оказал мне и профессор Аза Грей. Фрицу Мюллеру из Санта Катарина в Бразилии я обязан многими засушенными цветами гетеростильных растений, которые он часто сопровождал ценными заметками.

ГЛАВА I

ГЕТЕРОСТИЛЬНЫЕ ДИМОРФНЫЕ РАСТЕНИЯ: PRIMULACEAE

Primula veris, или баранчики. — Различия в строении двух форм.— Степени их плодовитости при легитимном и иллегитимном соединении [опылении].— *P. elatior*, *vulgaris*, *Sinensis*, *auricula* и пр.— Краткий обзор плодовитости гетеростильных видов Primula.— Гомостильные виды Primula.— *Hottonia palustris*.— *Androsace Vitalliana*.

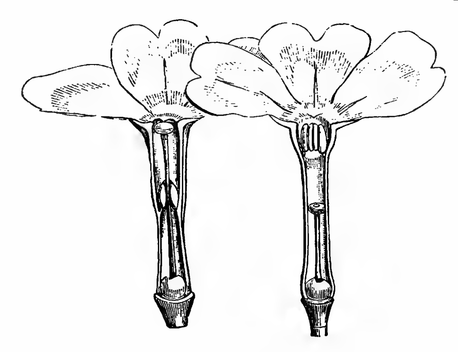
Ботаникам уже давно было известно, что баранчики (*Primula veris*, Brit. Flora, var. *officinalis*, Lin.) существуют в виде двух форм, почти равных по численности, но ясно отличающихся друг от друга длиной своих столбиков и тычинок.* Различия эти до сих пор рассматривались просто как случай изменчивости, но эта точка зрения, как мы сейчас увидим, далека от истины. Цветоводы, культивирующие Polyanthus и Auricula, уже давно различают два типа цветов и называют растения, у которых шаровидное рыльце располагается в зеве венчика, «булавчато-головчатыми» («pin-headed») или «булавчато-глазыми» (pin-eyed»), а те, у которых в зеве расположены пыльники, «пасмо-глазыми» («thrum-eyed»). ** Я буду называть эти две формы длинностолбчатой и короткостолбчатой.

Столбик длинностолбчатой формы почти ровно вдвое длиннее столбика короткостолбчатой. Рыльце находится в зеве венчика или выдается непосредственно над ним и благодаря этому видимо снаружи. Оно находится высоко над пыльниками, которые расположены ниже, доходя до середины длины трубки венчика, и увидеть которые нелегко. У короткостолбчатой формы пыльники прикреплены у зева венчика и поэтому расположены над рыльцем, которое находится почти на уровне середины трубки венчика. Сам венчик имеет различный вид у двух этих форм,— зев, или расширенная часть венчика над местом прикрепления пыльников, значительно длиннее у длинностолбчатой формы, чем у короткостолбчатой. Деревенские ребята заметили эту разницу, так как у них лучше выходят ожерелья нанизыванием и вдвиганием один в другой венчиков длинностолбчатой формы. Но имеются еще и более существенные различия. Рыльце длинностолбчатой формы шаровидно, у короткостолбчатой оно сплюснуто сверху, так что продольная ось рыльца первой формы почти вдвое длиннее последней. Хотя оно несколько

* Этот факт, по Молю («Bot. Zeitung», 1863, S. 326), впервые наблюдался Персуном в 1794 г.

** В словаре Джонсона говорится, что *thrum* — это концы ткацких пасм, и я предполагаю, что ткачи, разводившие polyanthus, изобрели это название, будучи поражены некоторым сходством между пыльником в зеве венчика и концами своих пасм.

изменчиво по форме, одно различие [между двумя типами рылец] является устойчивым, именно шероховатость: у нескольких экземпляров, подвергшихся тщательному сравнению, сосочки, делающие рыльце шероховатым, были у длинностолбчатой формы вдвое или втрое длиннее, чем у короткостолбчатой. Пыльники у обеих форм не отличаются по размерам; я упоминаю об этом потому, что у некоторых гетеростильных растений такое различие имеет место. Наиболее замечательны различия [наблюдающиеся] у зерен пыльцы. Я перемерил микрометром много экземпляров, как сухих, так и влажных, взятых с растений, росших в различных местообитаниях, и всегда находил отчетливую разницу. Диаметр набухших в воде зерен пыльцы короткостолбчатой формы равен приблизительно 0,038 мм ($^{10-11}/_{7000}$ дюйма), диаметр длинностолбчатой около 0,0254 мм ($^{1}/_{1000}$ дюйма), т. е. соотношение между ними равно 100 к 67. Итак, зерна пыльцы в более длинных тычинках короткостолбчатой формы отчетливо больше таковых в коротких тычинках длинностолбчатой формы. При исследовании в сухом состоянии мелкие зерна пыльцы при слабом увеличении более прозрачны, чем более крупные зерна, и при этом в значительно большей степени, чем это может быть объяснено их меньшим диаметром. Есть разница и в форме: пыльца короткостолбчатых растений почти шаровидна, длинностолбчатых — продолговата с закругленными гранями; это отличие исчезает при набухании зерен пыльцы в воде. Длинностолбчатые растения в общем зацветают немного раньше короткостолбчатых; например, у меня было по двенадцати растений каждой формы, росших в отдельных горшках и подвергавшихся совершенно одинаковому уходу, и в то время как из короткостолбчатых растений цвел лишь один единственный экземпляр, семь длинностолбчатых уже раскрыли свои цветы.



Длинностолбчатая форма   Короткостолбчатая форма

Рис. 1. *Primula veris*

Мы сейчас увидим также, что короткостолбчатые растения образуют больше семян, чем длинностолбчатые. Замечательно, что по данным проф. Оливера, * семяпочки в неразвившихся и неопыленных цветах последних значительно крупнее, чем в короткостолбчатых цветах; это, как я предполагаю, связано с тем, что длинностолбчатые цветы образуют меньше семян, и, таким образом, семяпочки имеют больше места и пищи для быстрого развития.

Подведем итоги различиям: длинностолбчатые растения имеют более длинный столбик с шаровидным и более шероховатым рыльцем, распо-

* «Nat. Hist. Review», июль 1862 г., стр. 237.

Таблица 1

—	Число растений	Число зонтиков	Число коробочек	Вес семян в гранах
Короткостолбчатые баранчики .	9	33	199	83
Длинностолбчатые баранчики . .	13	51	261	91

Если мы сравним вес с равного числа растений и с равного числа зонтиков, а также в равном числе коробочек двух форм, то получим следующий результат:

Таблица 2

—	Число растений	Вес семян в гранах	Число зонтиков	Вес семян в гранах	Число коробочек	Вес семян в гранах
Короткостолбчатые баранчики	10	92	100	251	100	41
Длинностолбчатые баранчики	10	70	100	178	100	34

Таким образом, при всех этих разнообразных способах сравнения короткостолбчатая форма оказывается более плодовитой; если мы возьмем число зонтиков (которое является наиболее правильным масштабом, так как при этом уравниваются крупные и мелкие растения), то короткостолбчатые растения производят семян больше, чем длинностолбчатые в отношении почти четырех к трем.

В 1861 г. опыт был повторен более полным и правильным способом. Несколько дикорастущих растений было пересажено предшествующей осенью на большую гряду в моем саду и подвергнуто одинаковому уходу. Результат был следующий:

Таблица 3

—	Число растений	Число зонтиков	Вес семян в гранах
Короткостолбчатые баранчики . . .	47	173	745
Длинностолбчатые баранчики . . .	58	208	692

Эти цифры дают следующие соотношения:

Таблица 4

—	Число растений	Вес семян в гранах	Число зонтиков	Вес семян в гранах
Коротколстолбчатые баранчики . .	100	1585	100	430
Длинностолбчатые баранчики . .	100	1093	100	332

Вегетационный период в этом году был более благоприятен, чем в предыдущем; кроме того, растения росли теперь на хорошей почве, а не в тенистом лесу или в обстановке борьбы с другими растениями в открытом поле; поэтому нынешняя продукция семян была значительно больше. Тем не менее, в результате мы имеем те же отношения: короткостолбчатые растения производят семян больше, чем длинностолбчатые в отношении приблизительно трех к двум, но если мы возьмем наиболее точный масштаб для сравнения, именно продукцию семян у равного числа зонтиков, отношение будет, как и в предыдущем случае, равно почти четырем к трем.

Рассматривая эти опыты, проделанные в течение двух следующих друг за другом лет на большом количестве растений, мы можем сделать надежный вывод, что короткостолбчатая форма более продуктивна, чем длинностолбчатая, и этот же результат получается и для некоторых других видов Primula. Следовательно, мое предположение, что растения с длинными пестиками, более шероховатым рыльцем, короткими тычинками и более мелкими зернами пыльцы должны быть более женскими по природе, оказалось прямо противоположным истине.

В 1860 г. небольшое количество зонтиков на нескольких растениях,— как длинностолбчатой, так и короткостолбчатой формы,— покрытых сеткой, не дало совершенно семян, хотя в то же время другие зонтики на тех же растениях, искусственно опыленные, образовали семена в изобилии; этот факт показывает, что накрывание само по себе не приносит вреда. Поэтому в 1861 г. несколько растений были также покрыты [сеткой] до распускания их цветов; получился следующий результат:

Таблица 5

—	Число растений	Число зонтиков	Продукция семян
Короткостолбчатые	6*	24	Вес семян 1,3 грана, или около 50 семян.
Длинностолбчатые	18	74	Ни одного семени.

Судя по некоторым растениям, росшим вокруг на той же гряде и в таких же условиях, но доступных для посещения насекомыми, вышеупомянутые шесть короткостолбчатых растений должны были бы дать 92 грана семян, вместо всего лишь 1,3 грана, а восемнадцать длинностолбчатых, которые не дали ни одного семени, должны были бы дать их около 200 гран. Образование нескольких семян короткостолбчатыми растени-

ями является, повидимому, результатом деятельности трипсов [пузыреногих] или других мелких насекомых. Едва ли нужно приводить еще какие-либо другие доказательства, но я хочу добавить, что десять горшков с Polyanthus и баранчиками обеих форм, защищенных от насекомых в моей оранжерее, не дали ни одной коробочки, хотя искусственно опыленные цветы в других горшках образовали их в изобилии. Таким образом, мы видим, что посещение насекомыми абсолютно необходимо для опыления *Primula veris.* Если бы венчик длинностолбчатой формы сбрасывался, вместо того чтобы оставаться в увядшем состоянии облегающим пестик, то пыльники, прикрепленные к нижней части его трубки с небольшим количеством оставшейся пыльцы, протаскивались бы над рыльцем, и цветы частично самоопылялись бы, как это происходит именно таким способом у *Primula Sinensis.* Замечательно, что такое как будто ничтожное отличие, как сбрасывание увядшего венчика, вызывает очень большие различия в количестве образуемых растением семян, в случае если цветы не посещаются насекомыми.

Цветы баранчиков и других видов этого рода выделяют большое количество нектара, и я часто видел на первых из них шмелей, особенно *B. hortorum* и *muscorum*, которые особым образом высасывают их, * хотя иногда они прокусывают отверстия в венчике. Без сомнения, цветы посещаются также и ночными бабочками; так, один из моих сыновей поймал *Cucullia verbasci* за этой работой. Пыльца легко пристает ко всякому тонкому предмету, введенному в цветок. Пыльники одной формы стоят, правда не вполне точно, почти на одном уровне с рыльцем другой, так как расстояние между пыльниками и рыльцем у короткостолбчатой формы больше, чем у длинностолбчатой, в отношении ста к девяносто. Эта разница является результатом того, что пыльники длинностолбчатой формы стоят в трубке венчика несколько выше, чем рыльце короткостолбчатой формы, и это способствует тому, что пыльца первой отлагается на нем. Расположением органов объясняется то, что если внутрь венчика, сначала первой, а затем второй формы, вдвинуть хоботок мертвого шмеля или толстую щетинку или грубую иглу, как это делает насекомое при посещении растущих вперемежку друг с другом двух форм, пыльца формы с длинными тычинками пристает вокруг основания предмета и почти наверняка остается на рыльце длинностолбчатой формы; между тем пыльца коротких тычинок длинностолбчатой формы пристает немного выше конца вводимого предмета, и часть ее остается обычно на рыльце другой формы. В полном соответствии с этим наблюдением, я нашел, что два типа пыльцы, легко различимые под микроскопом, пристали таким способом к хоботкам двух видов шмелей и одной ночной бабочки, пойманных во время посещения ими цветов; но несколько мелких пыльцевых зерен было примешано к крупным зернам у основания хоботка и, обратно, некоторое количество крупных зерен было подмешано к мелким зернам у конца хоботка. Таким образом, пыльца регулярно переносится с одной формы на другую и происходит взаимное перекрестное опыление. Тем не менее, насекомое может случайно при вытаскивании своего хоботка из венчика длинностолбчатой формы оставить на рыльце пыльцу с того же самого растения, и в таком случае могло бы иметь место самоопыление. Еще легче это может случиться с короткостолбчатой формой, ибо, когда я вводил в венчик

* Г. Мюллер видел также *Anthophora pilipes* и одного Bombylius, сосущими цветы. «Nature», 10 дек. 1874, стр. 111.

этой формы щетинку или другой подобный предмет и проталкивал ее вниз между пыльниками, расположенными вокруг зева венчика, то некоторое количество пыльцы неизменно увлекалось вниз и оставалось на рыльце. Мелкие насекомые, вроде трипсов, которые иногда посещают цветы, также способны вызвать самоопыление обеих форм.

Многочисленные вышеупомянутые факты натолкнули меня на мысль изучить влияние двух типов пыльцы на рыльца двух форм. Возможны четыре существенно различных типа соединений, а именно опыление рыльца длинностолбчатой формы пыльцой той же самой формы или пыльцой короткостолбчатой и опыление рыльца короткостолбчатой формы пыльцой своей собственной формы или пыльцой длинностолбчатой. Опыление какой-либо формы пыльцой другой формы будет удобно

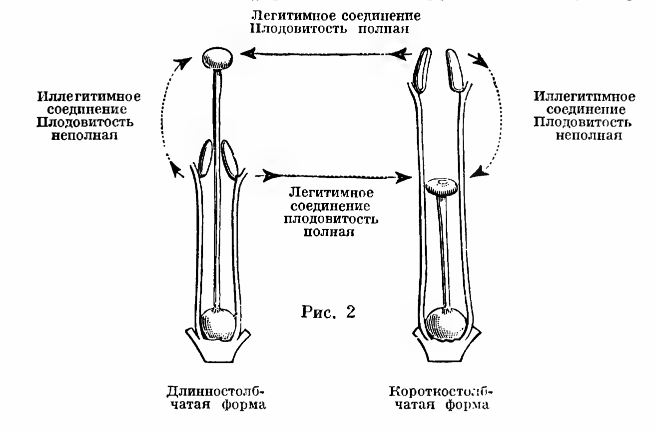


Рис. 2

назвать *легитимным союзом* [соединением], по соображениям, которые станут ясными в дальнейшем, а опыление пыльцой той же формы — *иллегитимным союзом* [соединением].[20] Вначале я применял термин «гетероморфическое» — к легитимным соединениям и «гомоморфическое» — к иллегитимным соединениям, но после открытия существования триморфных растений, для которых возможно значительно большее количество типов соединений, эти два термина стали неприменимыми. Иллегитимные соединения двух форм могут быть осуществлены на опыте трояким способом: цветок какой-либо формы может быть опылен своей собственной пыльцой, либо пыльцой другого цветка с того же самого экземпляра растения, либо же, наконец, пыльцой цветка с другого экземпляра растения той же формы. Но чтобы сделать свои опыты вполне надежными и чтобы избежать дурных последствий самоопыления или слишком близкого скрещивания [инцухта], я неизменно пользовался пыльцой другого экземпляра растения той же формы для иллегитимных соединений всех видов, и поэтому следует отметить, что я всегда употребляю термин «пыльца той же самой формы», говоря о таких соединениях. Многочисленные растения во всех моих опытах подвергались опылению именно таким способом и тщательно защищались тонкими сетками от доступа насекомых, за исключением трипсов, от которых оградиться невозможно. Все манипуляции выполнялись мною

лично, мною же взвешивались семена на химических весах; во многих дальнейших опытах я пользовался более точным методом подсчета семян. Некоторые коробочки совсем не содержали семян, или всего два—три; во многих нижеследующих таблицах такие коробочки исключены из столбца, озаглавленного «хорошие коробочки»:

Таблица 6

Primula veris

Тип союза	Число опыленных цветов	Общее число образовавшихся коробочек	Число хороших коробочек	Вес семян в гранах	Вычисленный из 100 хороших коробочек вес семян
Длинностолбчатая, опыленная пыльцой короткостолбчатой. Легитимный союз	22	15	14	8,8	62
Длинностолбчатая, опыленная пыльцой той же формы. Иллегитимный союз	20	8	5	2,1	42
Короткостолбчатая, опыленная пыльцой длинностолбчатой. Легитимный союз	13	12	11	4,9	44
Короткостолбчатая, опыленная пыльцой той же формы. Иллегитимный союз	15	8	6	1,8	30
Итого: Два легитимных союза	35	27	25	13,7	54
Два иллегитимных союза	35	16	11	3,9	35

Результаты могут быть даны еще и в другой форме (таблица 7), путем сравнения, во-первых, числа коробочек, безразлично плохих и хороших, или только одних хороших, произведенных 100 цветами обеих форм после легитимного и иллегитимного опыления; во-вторых, путем сравнения веса семян в 100 таких коробочках, безразлично хороших и плохих, и, в-третьих, в 100 хороших коробочках.

Таблица 7

Тип союза	Число опыленных цветов	Число коробочек	Число хороших коробочек	Вес семян в гранах	Число коробочек	Вес семян в гранах	Число хороших коробочек	Вес семян в гранах
Два легитимных союза . .	100	77	71	39	100	50	100	54
Два иллегитимных союза .	100	45	31	11	100	24	100	35

Мы видим, что длинностолбчатые цветы, опыленные пыльцой коротко-столбчатых, образуют больше коробочек, в особенности хороших (т. е. таких, которые содержат более одного или двух семян), и что эти коробочки содержат относительно большее количество семян по весу, чем цветы длинностолбчатой формы, опыленные пыльцой другого экземпляра растения той же самой формы. То же имеем и для короткостолбчатой формы при обработке аналогичным способом. Поэтому-то я и назвал первый метод опыления легитимным союзом, а последний, дающий неполный урожай коробочек и семян, иллегитимным союзом. Эти два типа соединения графически изображены на рис. 2 [стр. 57].

Если мы сравним результаты двух легитимных соединений, взятых вместе с двумя иллегитимными, как это показано на таблице 7, то увидим, что образовавшиеся в первом случае коробочки,— безразлично от того, содержат они много или мало семян,— относятся к числу коробочек, образовавшихся во втором случае, как 77 к 45, или 100 к 58. Но сравнительная слабость иллегитимного соединения здесь может быть несколько преувеличена, так как в дальнейшем 100 длинностолбчатых и короткостолбчатых цветов было иллегитимно опылено, и они все вместе дали 53 коробочки; поэтому отношение 77 к 53, или 100 к 69, правильнее, чем 100 к 58. Вернемся к таблице 7. Если мы будем рассматривать лишь хорошие коробочки, то число их, образовавшееся при двух легитимных соединениях, относится к числу их, образовавшемуся при иллегитимном, как 71 к 31, или 100 к 44. Далее, если мы возьмем равное число коробочек, как хороших, так и плохих, с легитимно и иллегитимно опыленных цветов, то найдем, что вес семян в первых относится к весу семян в последних, как 50 к 24, или как 100 к 48. Но если отбросить все бедные семенами коробочки, из которых многие образовались из иллегитимно опыленных цветов, пропорция будет 54 к 35, или 100 к 65. В этом и во всех других случаях относительная плодовитость двух типов соединения, я думаю, лучше характеризуется средним числом семян в коробочке, чем отношением цветов, давших коробочки. Оба метода могли бы быть скомбинированы путем вычисления среднего числа семян, полученного со всех опыленных цветов, независимо от того, образовались ли в них коробочки или нет; но я счел более поучительным всегда давать раздельно отношение числа цветов, давших коробочки, и средних чисел хороших на вид семян, содержавшихся в коробочках.

Легитимно опыленные цветы завязывают семена в условиях, которые вызывают почти полное недоразвитие иллегитимно опыленных цветов. Так, весной 1862 г. сорок растений было опылено одновременно обоими способами. Случайно растения подверглись в оранжерее перегреву солнцем, и большое количество зонтиков погибло. Однако несколько соцветий осталось в сравнительно удовлетворительном состоянии, и двенадцать из них было опылено легитимно, а одиннадцать иллегитимно. Двенадцать легитимных соединений дали семь прекрасных коробочек, содержавших в среднем каждая 57,3 хороших семян; между тем, одиннадцать иллегитимных соединений дали только две коробочки, из которых одна содержала 39 семян, но таких слабых, что, я думаю, ни одно из них не взошло бы, а другая содержала 17 довольно хороших семян.

После только что сообщенных фактов едва ли может остаться какое-либо сомнение в превосходстве легитимного соединения над иллегитимным; мы имеем здесь случай, которому нет параллелей ни в растительном, ни даже в животном царстве. Особи этого вида и, как мы уви-

дим далее, многих других видов Primula, распределены между двумя группами, о которых нельзя сказать, что они представляют собой различные полы, так как обе они гермафродитны; однако, в известной мере, они различны в половом отношении, так как для полной плодовитости требуют взаимного опыления. Подобно тому, как четвероногие разделены на две приблизительно равные группы различного пола, так и здесь мы имеем две группы, приблизительно равные численно, различающиеся по своим половым способностям и относящиеся друг к другу как самцы к самкам. Существует много гермафродитных животных, которые не могут самооплодотворяться, но должны соединяться с другим гермафродитом. Так же обстоит дело и с многочисленными растениями, пыльца которых нередко созревает и рассеивается или механически выбрасывается до созревания рыльца в ее собственном цветке; такие цветы требуют обязательного наличия другого гермафродита для полового соединения. Но баранчики и различные другие виды Primula сильно отличаются в этом отношении, так как здесь особь, несмотря на то, что она способна к несовершенному самооплодотворению, должна для достижения полной плодовитости соединиться с другой особью; она не может, однако, соединиться с какой-либо другой особью так, как гермафродитное растение может соединиться с каким-либо другим растением того же вида или как улитка или дождевой червь могут соединиться с другой гермафродитной особью. Напротив, особь, принадлежащая к одной форме баранчиков, для того чтобы быть вполне плодовитой, должна соединиться с особью другой формы, точно так же как самец четвероногого должен и может соединиться только лишь с самкой.

Я сказал, что легитимные союзы вполне плодовиты, и я имею на это полное право, так как искусственно опыленные таким путем цветы дали даже больше семян, чем естественно опыляющиеся растения в природе. Избыток может быть отнесен за счет того, что растения росли поодиночке и на хорошей почве. Что касается иллегитимных союзов, то мы всего лучше можем оценить степень понижения их плодовитости на основании следующих фактов. Гертнер оценивал бесплодие союзов между различными видами * способом, который допускает точное сравнение с результатами легитимных и иллегитимных союзов у Primula. У *Primula veris* на каждые 100 семян, полученных в результате двух легитимных союзов, при двух иллегитимных союзах развивается только 64 семени в таком же количестве хороших коробочек. У *Primula Sinensis*, как мы увидим дальше, пропорция почти та же, — именно, как 100 к 62. Гертнер показал, что, приняв количество семян, полученных при опылении *Verbascum lychnitis* собственной пыльцой, за 100, получаем при опылении его пыльцой *V. Phoeniceum* 90 семян, пыльцой *V. nigrum* — 63 семени, *V. blattaria* — 62 семени. Точно так же *Dianthus barbatus*, опыленная пыльцой *D. superbus*, дает 81 семя, пыльцой *D. Japonicus* — 66 семян по сравнению со 100 семенами, полученными при опылении пыльцой того же вида. Мы видим, таким образом, — и факт этот в высшей степени замечателен, — что у Primula иллегитимные союзы по отношению к легитимным более бесплодны, чем гибриды между различными видами других родов по отношению к их чистым союзам. М-р Скотт дал ** еще более поразительную иллюстрацию этого положения: он скрещивал *Primula auricula* с четырьмя другими видами (*P. Pali-*

* «Versuche über die Bastarderzeugung», 1849, S. 216.
** «Journ. Linn. Soc. Bot.», vol. LIII, 1864, p. 93.

nuri, viscosa, hirsuta и *verticilata*), и эти гибридные союзы дали среднее количество семян большее, чем дает *P. auricula* при иллегитимном опылении пыльцой собственной формы. [21]

Выгода, получаемая гетеростильными диморфными растениями от существования двух форм, достаточно очевидна, ибо таким образом обеспечивается перекрестное опыление между разными растениями. * Ничто не может быть лучше приспособлено для этой цели, как относительное положение пыльников и рылец двух форм, как это показано на рис. 2, но к этому предмету я еще вернусь. Без сомнения, собственная пыльца иногда случайно заносится насекомыми или падает на рыльце того же цветка, и если перекрестное опыление не удается, такое самоопыление оказывается выгодным для растения, так как спасает его от полного бесплодия. Но выгода не так велика, как это может показаться с первого взгляда, так как сеянцы иллегитимного союза обычно дают не обе формы, а все относятся к родительской форме; кроме того, они в некоторой степени более слабого сложения, как это будет показано в одной из дальнейших глав. Если, однако, собственная пыльца цветка попадет с помощью ли насекомого или упадет на рыльце раньше, то это нисколько не мешает перекрестному опылению. Хорошо известно, что если на рыльце растения попадет пыльца другого вида, а несколько часов спустя на него попадет пыльца собственного вида, последняя преодолевает и совершенно стирает всякое влияние чужой пыльцы, и едва ли можно сомневаться, что у гетеростильных диморфных растений пыльца другой формы сотрет влияние пыльцы той же формы, даже и в том случае, если последняя значительно раньше окажется на рыльце. Чтобы проверить это предположение, я нанес на многие рыльца длинностолбчатых баранчиков большие количества пыльцы того же самого растения, а через двадцать четыре часа прибавил немного пыльцы короткостолбчатой темнокрасной Polyanthus, которая является разновидностью баранчиков. Из обработанных таким образом цветов было выращено 30 молодых растений, и у всех у них без исключения были красноватые цветы, так что влияние собственной пыльцы, хотя и помещенной на рыльца на двадцать четыре часа раньше, было совершенно разрушено пыльцой с растения, относящегося к другой форме.

В заключение я хочу отметить, что из четырех типов союзов наиболее бесплодным является союз короткостолбчатой формы, иллегитимно опыленной пыльцой своей же формы, как об этом можно судить на основании среднего числа семян, содержащихся в коробочках. По сравнению с другими семенами, из этих семян проросло меньшее количество и прорастали они более медленно. Стерильность этого союза тем более замечательна, что, как уже было показано, короткостолбчатые растения приносят большее количество семян, чем длинностолбчатые, при легитимном опылении — естественном или искусственном — обеих форм.

В одной из последующих глав, когда я буду говорить о потомстве гетеростильных диморфных и триморфных растений от иллегитимного опыления пыльцой той же формы, я буду иметь возможность показать, что как у этого, так и у многих других видов иногда появляются равностолбчатые разновидности.

* Я показал в моей работе «Действие перекрестного опыления и самоопыления», как сильно выигрывает потомство перекрестно опыленных растений в высоте, силе и плодовитости.

Primula elatior, Jacq.

Бардфильдская „бычья губа“ (Bardfield Oxlip) английских авторов

Это растение, как и предыдущее, или баранчики (*P. veris*, или *officinalis*), и первоцвет бесстебельный (*P. vulgaris*, или *acaulis*) рассматривались некоторыми ботаниками как разновидности одного и того же вида. Но все три, без сомнения, совершенно различны, как это будет показано в ближайшей главе. Данный вид походит в некотором отношении по общему облику на «обыкновенную бычью губу» (Oxlip), которая является гибридом между баранчиками и бесстебельным первоцветом. *Primula elatior* найдена в Англии только в двух или трех восточных графствах; меня снабдил живыми растениями м-р Дёбльдэй, который, как мне кажется, первый обратил внимание на ее существование в Англии. Она обыкновенна в некоторых частях континента, и Г. Мюллер * видел несколько видов шмелей, пчел и Bombylius, посещавших эти цветы в северной Германии.

Результаты моих опытов по относительной плодовитости двух форм при легитимном и иллегитимном опылении приведены в следующей таблице:

ТАБЛИЦА 8

Primula elatior

Тип союза	Число опыленных цветов	Число коробочек	Maximum семян в одной коробочке	Minimum семян в одной коробочке	Среднее число семян в одной коробочке
Длинностолбчатая форма, опыленная пыльцой короткостолбчатой. Легитимный союз.	10	6	62	34	46,5
Длинностолбчатая форма, опыленная пыльцой той же формы. Иллегитимный союз.	20	4	49**	2	27,7
Короткостолбчатая форма, опыленная пыльцой длинностолбчатой. Легитимный союз.	10	8	61	37	47,7
Короткостолбчатая форма, опыленная пыльцой той же формы. Иллегитимный союз.	17	3	19	9	12,1
Два легитимных союза вместе	20	14	62	37***	47,1
Два иллегитимных союза вместе	37	7	49**	2	35,5***

* «Die Befruchtung der Blumen», S. 347.

** Семена были так тощи и малы, что едва ли они были способны к прорастанию.

*** [Опечатки в английском издании: в первом случае, очевидно, должно быть 34, во втором — 21. *Ред.*].

Если мы сравним плодовитость двух легитимных союзов, взятых вместе, с таковой же двух иллегитимных, то судя по относительным числам цветов, которые при опылении двумя методами дали коробочки, отношение между ними равно 100 к 27, так что по этому масштабу данный вид более стерилен при иллегитимном опылении обеих форм, чем *P. veris*. Если же судить об относительной плодовитости двух типов союзов по среднему числу семян в коробочке, то отношение получается 100 к 75. * Но последняя цифра, вероятно, слишком велика, так как многие семена, образовавшиеся в иллегитимно опыленных длинностолбчатых цветах так малы, что, вероятно, не проросли бы, и их не следовало бы считать. Несколько длинностолбчатых и короткостолбчатых растений было защищено от доступа насекомых и тем не менее спонтанно самоопылилось. Они дали все вместе всего шесть коробочек, содержавших семена; количество последних в коробочке в среднем равнялось всего 7,8. Кроме того, некоторые из этих семян были так малы, что они едва ли были способны к прорастанию.

Г-н В. Брейтенбах сообщил мне, что он исследовал в двух местах неподалеку от Липпе (приток Рейна) 894 цветка, развившихся на 198 растениях этого вида, и он нашел, что 467 из этих цветов были длинностолбчаты, 411 короткостолбчаты и 16 равностолбчаты. Я не слыхал больше ни об одном случае появления у гетеростильных растений в естественном состоянии равностолбчатых цветов, хотя это далеко не редкость у растений, уже давно культивируемых. Еще замечательнее то, что в восемнадцати случаях одно и то же растение давало как длинностолбчатые, так и короткостолбчатые цветы, или длинностолбчатые и равностолбчатые цветы, а в двух случаях из этих восемнадцати — длинностолбчатые, короткостолбчатые и равностолбчатые цветы. Длинностолбчатые цветы значительно преобладали у этих 18 растений, именно 61 цветок относился к этой форме, 15 к равностолбчатой и 9 к короткостолбчатой.

Primula vulgaris (var. *acaulis* Linn.)

Первоцвет английских авторов

М-р Дж. Скотт исследовал 100 растений около Эдинбурга и нашел, что 44 были длинностолбчатыми и 56 короткостолбчатыми, а я, взяв наудачу 79 растений в Кенте, получил 39 длинностолбчатых и 40 короткостолбчатых, так что в обеих партиях вместе было 83 длинностолбчатых и 96 короткостолбчатых растений. Длина пестика длинностолбчатой формы относится к таковой короткостолбчатой формы — в среднем из 5 измерений — как 100 к 51. Рыльце длинностолбчатой формы заметно более шаровидно и сильнее покрыто сосочками, чем у короткостолбчатой, у которой оно вдавлено на верхушке; ширина его одинакова у обеих форм. У обеих оно стоит почти, но не вполне точно, на одном уровне с пыльниками другой формы, так как найдено, что — в среднем из 15 измерений — расстояние между серединой рыльца и серединой пыльников у короткостолбчатой формы относится к таковому у длинностолбчатой, как 100 к 93. Пыльники не отличаются по размерам у двух форм. Зерна пыльцы короткостолбчатых цветов до размачивания их в воде были заметно шире по отношению к собственной длине, чем зерна длинностолбчатых; после размачивания их диаметры относились к диамет-

* [Учитывая указанную выше опечатку в таблице, это отношение должно быть исправлено: оно равно 100 : 45. *Ред.*].

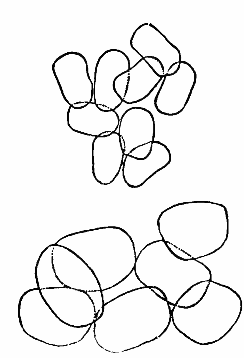


Рис. 3. Очертания пыльцевых зерен *Primula vulgaris*, набухших в воде; сильно увеличено и зарисовано с помощью камеры-люциды. Верхние, меньшего размера зерна, принадлежат длинностолбчатой форме; нижние, более крупные,— короткостолбчатой.

рам длинностолбчатых, как 100 к 71, и они были более прозрачны. Было сравнено большое количество цветов обеих форм, и 12 лучших цветов из каждой пробы было измерено, но ощутимой разницы в их размерах не было обнаружено. Девять длинностолбчатых и восемь короткостолбчатых растений, росших вместе в естественных условиях, были отмечены, и их коробочки были собраны после естественного опыления; семена короткостолбчатых весили ровно вдвое более, чем семена с равного числа длинностолбчатых растений. Таким образом, первоцвет похож на баранчики в том отношении, что короткостолбчатые растения являются более продуктивными из двух форм. Результаты моих опытов по плодовитости двух форм, легитимно и иллегитимно опыленных, приведены в таблице 9.

Из этой таблицы мы можем заключить, что плодовитость двух легитимных союзов, взятых вместе, относится к таковой же двух иллегитимных союзов, взятых вместе, как 100 к 60, если судить по относительным числам цветов, давших после опыления двумя способами коробочки. Если мы будем судить по средним чис-

Таблица 9

Primula vulgaris

Тип союза	Число опыленных цветов	Число образовавшихся хороших коробочек	Максимальное число семян в одной коробочке	Минимальное число семян в одной коробочке	Среднее число семян в коробочке
Длинностолбчатая форма, опыленная пыльцой короткостолбчатой. Легитимный союз.	12	11	77	47	66,9
Длинностолбчатая форма, опыленная пыльцой той же формы. Иллегитимный союз.	21	14	66	30	52,2
Короткостолбчатая форма, опыленная пыльцой длинностолбчатой. Легитимный союз.	8	7	75	48	65,0
Короткостолбчатая форма, опыленная пыльцой той же формы. Иллегитимный союз.	18	7	43	5	18,8*
Два легитимных союза вместе	20	18	77	47	66,0
Два иллегитимных союза вместе	39	21	66	5	35,5*

* Эта средняя, вероятно, слишком низка.

лам семян в коробочке, получившихся в двух типах союзов, то отношение получается равным 100 к 54; но последняя цифра, пожалуй, слишком низка. Удивительно, как мало насекомых, посещающих эти цветы, можно видеть за день, но я случайно наблюдал мелкие виды пчел за работой; я предполагаю поэтому, что растение обычно опыляется ночными Lepidoptera. Длинностолбчатые растения, будучи защищены от насекомых, принесли значительное количество коробочек, и этим данный вид замечательно отличается от баранчиков, которые совершенно бесплодны в таких условиях. Двадцать три спонтанно самоопыленных коробочки[22] этой формы содержали в среднем по 19,2 семени. Короткостолбчатые растения образовали меньше спонтанно самоопыленных коробочек, и четырнадцать из последних содержали всего лишь по 6,2 семени на коробочку. Самоопылению обеих форм, вероятно, способствовали трипсы, которые изобиловали внутри цветов; но эти мелкие насекомые не могли доставить на рыльца сколько-нибудь достаточного количества пыльцы,— спонтанно самоопыленные коробочки содержали в среднем значительно меньше семян, чем коробочки (как это можно видеть из таблицы 9), которые были искусственно опылены пыльцой той же формы. Однако, эту разницу, быть может, нужно отнести отчасти и за счет того, что цветы, [попавшие] в таблицу, опылялись пыльцой хотя и той же формы но с другого экземпляра растения, в то время как при спонтанном самоопылении они, без сомнения, получали обычно свою собственную пыльцу. В этом томе будут далее приведены наблюдения над плодовитостью красной разновидности первоцвета.

Primula Sinensis[23]

Пестик длинностолбчатой формы почти вдвое длиннее пестика короткостолбчатой, а тычинки находятся в соответствующих, но обратных отношениях. Рыльце значительно более продолговато и шероховато, чем у короткостолбчатой формы, у которой оно гладкое и почти сферическое, а на верхушке несколько вдавленное; но все признаки рыльца значительно варируют, вероятно в результате культуры. Зерна пыльцы короткостолбчатой формы, по Гильдебранду, * имеют 7 делений микрометра в длину и 5 в ширину, а у длинностолбчатой только 4 в длину и 3 в ширину. Таким образом, длина зерен пыльцы короткостолбчатой формы относится к длине зерен длинностолбчатой, как 100 к 57. Гильдебранд отмечает так же, как и я в случае *P. veris*, что более мелкая пыльца длинностолбчатой формы более прозрачна, чем более крупная короткостолбчатой. Мы увидим далее, что это культурное растение сильно варирует в своих диморфных признаках и часто является равностолбчатым. Некоторые особи могут быть названы субгетеростильными; так, у двух белоцветных растений пестик торчал над тычинками, но у одного из них он был длиннее и имел более продолговатое и шероховатое рыльце, чем у другого; диаметр зерен пыльцы последнего относился к таковому растения с более длинным пестиком только как 100 к 88, вместо 100 к 57. Венчики длинностолбчатой и короткостолбчатой формы отличаются друг от друга по форме точно так же, как

* После появления моей работы этот автор опубликовал несколько великолепных наблюдений над данным видом («Bot. Zeitung», Jan. I, 1864) и показал, что я сильно заблуждался относительно величины зерен пыльцы у двух форм. Я подозреваю, что я по ошибке дважды измерил пыльцу одной и той же формы.

у *P. veris.* Длинностолбчатые растения имеют тенденцию цвести раньше короткостолбчатых. При легитимном опылении обеих форм коробочки короткостолбчатых растений содержат в среднем больше семян, чем коробочки длинностолбчатых; отношение по весу равно 12,2 к 9,3 или 100 к 78. В следующей таблице даны результаты двух групп опытов, произведенных в различное время:

ТАБЛИЦА 10

Primula Sinensis

Тип союза	Число опыленных цветов	Число образовавшихся хороших коробочек	Средний вес семян в коробочке	Среднее число семян в коробочке, установленное позже
Длинностолбчатая форма, опыленная пыльцой короткостолбчатой. Легитимный союз	24	16	0,58	50
Длинностолбчатая форма, опыленная пыльцой той же формы. Иллегитимный союз	20	13	0,45	35
Короткостолбчатая форма, опыленная пыльцой длинностолбчатой. Легитимный союз.	8	8	0,76	64
Короткостолбчатая форма, опыленная пыльцой той же формы. Иллегитимный союз.	7	4	0,23	25
Два легитимных союза вместе	32	24	0,64	57
Два иллегитимных союза вместе	27	17	0,40	30

Таким образом, плодовитость двух легитимных союзов относится к таковой же двух иллегитимных союзов, если судить по относительному числу цветов, давших коробочки, как 100 к 84. Судя же по среднему весу семян в коробочке, получающихся при двух типах союзов, отношение это равно 100 к 63. В другом случае большое число цветов обеих форм было опылено таким же способом, но не было отмечено их число. Семена, однако, были тщательно подсчитаны и средние из подсчета даны в колонке справа. Отношение числа семян, образовавшихся в двух легитимных союзах, к двум иллегитимным равно здесь 100 к 53, что, вероятно, более правильно, чем предыдущее отношение 100 к 63.

Гильдебранд в уже цитированной работе дает результаты своих экспериментов с данным видом; в сжатом виде они показаны в следующей таблице (11). Сверх того, что Гильдебранд употреблял для иллегитимных союзов пыльцу другого растения той же формы, как всегда делал я, он испытал еще дополнительно и влияние собственной пыльцы растения. Семена он подсчитывал.

ТАБЛИЦА 11

Primula Sinensis (по Гильдебранду)

Тип союза	Число опыленных цветов	Число образовавшихся хороших коробочек	Среднее число семян в коробочке
Длинностолбчатая форма, опыленная пыльцой короткостолбчатой. Легитимный союз. .	14	14	41
Длинностолбчатая форма, опыленная пыльцой той же формы, но с другого растения. Иллегитимный союз	26	26	18
Длинностолбчатая форма, опыленная пыльцой того же самого цветка. Иллегитимный союз. .	27	21	17
Короткостолбчатая форма, опыленная пыльцой длинностолбчатой. Легитимный союз.	14	14	44
Короткостолбчатая форма, опыленная пыльцой той же формы, но с другого растения. Иллегитимный союз.	16	16	20
Короткостолбчатая форма, опыленная пыльцой того же цветка. Иллегитимный союз.	21	11	8
Два легитимных союза, взятых вместе . . .	28	28	43
Два иллегитимных союза, взятых вместе (пыльца той же формы)	42	42	18
Два иллегитимных союза, взятых вместе (пыльца того же самого цветка)	48	32	13

Замечательно, что здесь все цветы, как опыленные легитимно, так и опыленные иллегитимно пыльцой другого растения, принадлежащего к той же самой форме, дали коробочки; из этого факта можно было бы вывести заключение, что в его случае две формы были реципрокно значительно более плодовиты, чем у меня. Но его иллегитимно опыленные коробочки обеих форм содержали меньше семян по сравнению с легитимно опыленными коробочками, чем в моих опытах, ибо отношение в его случае равно 42 к 100, в то время как у меня оно равняется 53 к 100. Плодовитость является очень изменчивым элементом у большинства растений, определяясь условиями, которым подвержено растение; разительные примеры этого я наблюдал у данного вида, и этим можно объяснить различие между моими результатами и результатами Гильдебранда. Его растения содержались в комнате и, быть может, росли в слишком маленьких горшках или находились в других каких-либо неблагоприятных условиях, так как его коробочки содержали почти во всех случаях меньшее число семян, чем мои, как это можно видеть, сравнивая правые колонки таблиц 10 и 11.

Наиболее интересным пунктом в опытах Гильдебранда является разница в эффекте иллегитимного опыления собственной пыльцой

цветка и пыльцой другого растения той же формы. В последнем случае все цветы образовали коробочки, между тем как из опыленных собственной пыльцой образовали коробочки только 67 цветов из 100. Самоопыленные коробочки по сравнению с коробочками из цветов, опыленных пыльцой другого растения той же формы, содержали семена в отношении 72 к 100.

Чтобы установить, насколько данный вид плодовит при спонтанном самоопылении, пять длинностолбчатых растений были ограждены мною от насекомых; они развили за определенный период 147 цветов, в которых завязалось 62 коробочки, но многие из последних скоро опали, показывая этим, что они собственно не были оплодотворены. Одновременно так же было сделано с пятью короткостолбчатыми растениями, и они развили 116 цветов, которые, в конце концов, дали всего семь коробочек. В другом случае 13 защищенных [от насекомых] длинностолбчатых растений дали урожай 25,9 грана спонтанно самоопыленных семян. В то же время семь защищенных короткостолбчатых растений принесли урожай всего в полграна семян. Таким образом, длинностолбчатые растения дали почти в 24 раза * больше спонтанно самоопыленных семян, чем такое же количество короткостолбчатых растений. Главной причиной этого большого различия является, повидимому, то, что при опадении венчика длинностолбчатого растения пыльники, расположенные неподалеку от дна трубки [венчика], неизбежно протаскиваются над рыльцем и оставляют на нем пыльцу, как я наблюдал это, ускоряя опадение полуувядших цветов; между тем, у короткостолбчатых цветов тычинки расположены в зеве венчика и при опадении не касаются низкорасположенных рылец. Гильдебранд таким же способом изолировал [от насекомых] несколько длинностолбчатых и короткостолбчатых растений, но ни те ни другие не дали ни одной коробочки. Он думает, что разница в наших результатах может быть объяснена тем, что его растения содержались в комнате и никогда не встряхивались; но это объяснение кажется мне сомнительным, — его растения были в менее плодовитом состоянии, чем мои, как это видно по разнице в числе принесенных ими семян, и в высшей степени вероятно, что их пониженная плодовитость с особой силой сказалась на их способности производить семена при самоопылении.

Primula auricula **

Подобно предыдущим, этот вид гетеростилен, но среди разновидностей, распространяемых цветоводами, длинностолбчатая форма редка, так как она не ценится. У двух форм auricula относительное неравенство в длине пестика и тычинок значительно больше, чем у баранчиков; пестик длинностолбчатой формы почти в четыре раза длиннее пестика короткостолбчатой, у которой он едва ли превышает длину завязи. Рыльце почти одинаковое у обеих форм, но более шероховато у длинностолбчатой, хотя разница и не так велика, как между двумя формами баранчиков.

* [Повидимому, опечатка. Должно быть: почти в 28 раз.—*Ред.*].

** По Кернеру, наши садовые auricula произошли от *P. pubescens*, Jacq., которая является гибридом между настоящей *P. auricula* и *hirsuta*. Этот гибрид размножается уже почти 300 лет и дает при легитимном опылении большое количество семян; длинностолбчатые формы приносят в среднем 73, а короткостолбчатые 98 семян на коробочку. См. его: Geschichte der Aurikel, «Zeitschr. des Deutschen und Oest. Alpen-Vereins», Bd. VI, S. 52. Также: Die Primulaceen-Bastarde в «Oest. Bot. Zeitschrift», 1835, № 3, 4, 5.

У длинностолбчатых растений тычинки очень коротки и лишь немного превышают по своей длине завязь. Зерна пыльцы этих коротких тычинок, разбухшие в воде, имеют почти $^5/_{6000}$ дюйма в диаметре, между тем как у длинных тычинок короткостолбчатых растений их диаметр равен почти $^7/_{6000}$ дюйма, давая, таким образом, относительную разницу, равную приблизительно 71 к 100. Более мелкие зерна длинностолбчатых растений также более прозрачны и до разбухания в воде имеют более треугольные очертания, чем зерна другой формы. М-р Скотт * сравнил десять растений обеих форм, росших в одинаковых условиях, и нашел, что длинностолбчатые растения, хотя и производят больше зонтиков и больше коробочек, чем короткостолбчатые, тем не менее приносят меньше семян, в отношении 66 к 100. Три короткостолбчатых растения, огражденные мною от доступа насекомых, не образовали ни единого семени. М-р Скотт, защитив [от насекомых] шесть растений обеих форм, нашел, что они совершенно стерильны. Пестик длинностолбчатой формы стоит так высоко над пыльниками, что едва ли возможно, чтобы пыльца без какой-либо помощи попала на рыльце; одно из длинностолбчатых растений м-ра Скотта, принесшее немного семян (всего 18), было наводнено тлями, и он не сомневается в том, что последние опылили растение, хотя и не в полной мере.

Я поставил несколько опытов, опылив реципрокно обе формы так же, как я это делал раньше, но мои растения оказались не вполне здоровыми, так что я приведу в сжатом виде результаты опытов м-ра Скотта. Подробности как относительно этого, так и относительно пяти следующих видов могут быть найдены в уже цитированной работе. Во всех случаях сравнивалась плодовитость двух легитимных союзов, взятых вместе, с плодовитостью двух иллегитимных союзов, взятых вместе, причем с помощью тех же двух показателей, что и раньше, а именно — относительного числа цветов, давших хорошие коробочки, и среднего числа семян на одну коробочку. Плодовитость легитимных союзов всегда принималась за 100.

По первому показателю плодовитость двух легитимных союзов auricula относится к плодовитости двух иллегитимных союзов, как 100 к 80, а по второму показателю — как 100 к 15.

Primula Sikkimensis [24]

Согласно м-ру Скотту, пестик длинностолбчатой формы точно в четыре раза длиннее пестика короткостолбчатой, но их рыльца почти одинаковы по форме и шероховатости. Тычинки не так сильно различаются по относительной длине, как пестики. Зерна пыльцы отчетливо различны у двух форм: «у длинностолбчатых растений они остро-трехгранны, меньше и более прозрачны, чем у короткостолбчатых, у которых они имеют форму треугольника с закругленными углами». Отношение плодовитости двух легитимных союзов к плодовитости двух иллегитимных равно по первому показателю 100 к 95, а по второму — 100 к 31.

Primula cortusoides [25]

Пестик длинностолбчатой формы почти втрое длиннее пестика короткостолбчатой; рыльце вдвое длиннее и покрыто более длинными сосочками. Зерна пыльцы короткостолбчатой формы, как обычно, «крупнее, менее прозрачны и более притупленно-треугольны, чем зерна пыльцы длинностолбчатых растений». Плодовитость двух легитимных союзов относится к плодовитости двух иллегитимных по первому показателю, как 100 к 74, а по второму — как 100 к 66.

* «Journ. Linn. Soc. Bot.», vol. VIII, 1864, p. 86.

Primula involucrata [26]

Пестик длинностолбчатой формы почти втрое длиннее пестика короткостолбчатой; рыльце первой шаровидно и густо покрыто сосочками, в то время как у короткостолбчатой оно гладкое и приплюснуто на верхушке. Зерна пыльцы двух форм отличаются по размерам и по прозрачности, как и раньше, но не по форме. Плодовитость двух легитимных союзов относится к плодовитости двух иллегитимных по первому показателю, как 100 к 72, а по второму — как 100 к 47.

Primula farinosa [27]

По м-ру Скотту, пестик длинностолбчатой формы лишь менее, чем в два раза, превышает длину пестика короткостолбчатой. Рыльца обеих форм лишь немного различаются по форме. Зерна пыльцы различаются, как обычно, по величине, но не по форме. Плодовитость двух легитимных союзов относится к плодовитости двух иллегитимных по первому показателю, как 100 к 71, а по второму — как 100 к **44**.

Краткий обзор рассмотренных выше гетеростильных видов Primula. — Мы привели данные относительно плодовитости длинно- и короткостолбчатых растений рассмотренных выше видов Primula при легитимном опылении двух форм, а также при иллегитимном опылении пыльцой той же формы, но взятой с другого экземпляра. Результаты приведены в нижеследующей таблице; плодовитость оценивалась с помощью двух показателей, а именно соотношений между числами цветов, давших коробочки, и средними числами семян в одной коробочке. Но для полной точности необходимо было бы иметь значительно больше наблюдений, [произведенных] при различных условиях.

ТАБЛИЦА 12

Краткий обзор плодовитости двух легитимных союзов по сравнению с двумя иллегитимными союзами в роде Primula. Первая принята за 100

Название вида	Иллегитимные союзы	
	Оцениваемые относительным числом цветов, давших коробочки	Оцениваемые по среднему числу (или в некоторых случаях по весу) семян в одной коробочке
Primula veris	69	65
P. elatior	27	75 (Вероятно, слишком высоко)
P. vulgaris	60	54 (Вероятно, слишком низко)
P. Sinensis	84	63
» (второй опыт)	?	53
» (по Гильдебранду)	10	42
P. auricula (Скотт)	80	15
P. Sikkimensis (Скотт)	95	31
P. cortusoides (Скотт)	74	66
P. involucrata (Скотт)	72	48
P. farinosa (Скотт)	71	44
Среднее для девяти видов	88,4	61,8

У растений всех видов некоторые цветы обычно не дают коробочек по различным случайным причинам, но этот источник ошибок исключался насколько возможно во всех предыдущих случаях тем методом вычислений, который был здесь применен. Предположим, например, что 20 цветов были опылены легитимно и дали 18 коробочек и что 30 цветов были опылены иллегитимно и дали 15 коробочек; мы можем допустить, что в среднем равный процент цветов в обеих группах по различным случайным причинам не даст коробочек, и отношение $^{18}/_{20}$ к $^{15}/_{30}$, или 100 к 56 (в целых числах), покажет процентное соотношение коробочек, являющееся результатом двух методов опыления; [в таком случае] цифра 56 была бы поставлена в левой колонке таблицы 12 и в моих других таблицах. О среднем числе семян в одной коробочке едва ли нужно еще что-либо говорить: допустим, что легитимно опыленные коробочки содержат в среднем 50 семян, а иллегитимно опыленные —25 семян; тогда 50 относится к 25, как 100 к 50, и последнее число было бы поставлено в правой колонке.

Рассматривая приведенную выше таблицу, невозможно сомневаться в том, что легитимные союзы между двумя формами вышеперечисленных девяти видов *Primula* гораздо более плодовиты, чем иллегитимные союзы, хотя в последнем случае пыльца всегда бралась с другого экземпляра той же формы. Однако между двумя рядами чисел, дающими по двум показателям различия в плодовитости между легитимными и иллегитимными союзами, нет полного соответствия. Так, все цветы *P. Sinensis*, иллегитимно опыленные Гильдебрандом, дали коробочки, но последние содержали всего 42% числа семян, полученных в легитимно опыленных коробочках. Далее, 95% иллегитимно опыленных цветов *P. Sikkimensis* образовали коробочки, но последние содержали всего 31% числа семян в легитимных коробочках. С другой стороны у *P. elatior* только 27% иллегитимно опыленных цветов дали коробочки, но последние содержали почти 75% легитимного числа семян. Таким образом, завязывание плодов в цветах, т. е. образование коробочек, хороших или плохих, меньше зависит от легитимного или иллегитимного опыления, чем число семян, содержащихся в коробочке. Так, из нижней строчки таблицы 12 можно видеть, что 88,4% иллегитимно опыленных цветов дали коробочки, но последние содержали всего 61,8% семян по сравнению, в обоих случаях, с легитимно опыленными цветами и коробочками тех же видов.

Необходимо отметить еще один пункт, а именно — относительную степень бесплодия у различных видов длинностолбчатых и короткостолбчатых цветов при иллегитимном опылении тех и других. Цифровой материал может быть найден в приведенных выше таблицах, а также в таблицах уже цитированной работы м-ра Скотта. Если мы примем число семян в одной коробочке, производимых иллегитимно опыленными длинностолбчатыми цветами за 100, то количество семян иллегитимно опыленных короткостолбчатых цветов будет представлено следующими цифрами:

Primula veris . .	71		Primula auricula	119
P. elatior	44	(вероятно, слишком низко)	P. Sikkimensis	57
			P. cortusoides	93
P. vulgaris	36	(может быть, слишком низко)	P. involucrata	74
P. Sinensis	71		P. farinosa	63

Отсюда мы видим, что, за исключением *P. auricula*, длинностолбчатые цветы всех девяти видов * при иллегитимном опылении обеих форм более плодовиты, чем короткостолбчатые цветы. Действительно ли отличается в этом отношении *P. auricula* от остальных видов, я не могу решить, так как результат мог быть случайным. Степень самоопыления какого-либо растения зависит от двух условий, а именно — получит ли рыльце собственную пыльцу и будет ли последняя, попав на него, действенна в большей или меньшей мере. Так как пыльники короткостолбчатых цветов многих видов Primula расположены прямо над рыльцем, то их пыльце легче упасть на него или быть снесенной вниз насекомыми, чем у длинностолбчатой формы. Правда, на первый взгляд кажется вероятным, что пониженная способность короткостолбчатых цветов к оплодотворению собственной пыльцой является специальным приспособлением, противодействующим имеющейся у них большей возможности в отношении получения собственной пыльцы, и тем самым препятствующим самоопылению. Однако, на основании фактов, которые установлены в отношении других видов и будут сообщены позже, эта точка зрения едва ли приемлема. В соответствии с вышеуказанной способностью, при предоставлении некоторым видам Primula возможности спонтанного самоопыления под сеткой, — благодаря чему был прегражден доступ всем насекомым, за исключением таких мелких, как трипсы, — короткостолбчатые цветы принесли больше семян, чем длинностолбчатые, несмотря на свою бо́льшую врожденную самостерильность. Однако ни один из видов не приближается к полной плодовитости, если насекомые совершенно не имеют к нему доступа. Но длинностолбчатая форма *P. Sinensis* дала и в этих условиях значительное количество семян, так как у нее венчик, опадая, протаскивает пыльники, расположенные глубоко внизу трубки, над рыльцем, и они оставляют на нем массу пыльцы.

Гомостильные виды Primula. — Только что было показано, что девять видов этого рода существуют в двух формах, которые отличаются не только по строению, но и по функции. Кроме них, м-р Скотт перечисляет 27 других видов, ** которые также гетеростильны; к ним, вероятно, впоследствии прибавятся еще и другие. Тем не менее некоторые виды гомостильны, т. е. существуют в виде одной только формы, но в этом отношении надо соблюдать большую осторожность, так как многие виды в культуре становятся равностолбчатыми. М-р Скотт полагает, что *P. Scotica, verticillata,* одна из разновидностей *Sibirica, elata, mollis* и *longiflora* *** неизменно гомостильны; к ним можно еще прибавить, по Акселю, *P. stricta.* [29] М-р Скотт экспериментировал с *P. Scotica, mollis* и *verticillata* и нашел, что их цветы приносят обильно семена при опылении собственной пыльцой. Это доказывает, что они не гетеростильны [и] по функции. *P. Scotica,* правда, лишь умеренно плодовита в случае ограждения ее от доступа насекомых, но это зависит только от того, что ее сцепляющаяся пыльца нелегко попадает на рыльце без их помощи. М-р Скотт нашел также, что коробочки *P. verticillata* содержат больше семян, если цветы опы-

* [Очевидно, должно быть: остальных восьми видов.— *Ред.*].

** Г. Мюллер дал в «Nature», 10 дек. 1874, стр. 110, рисунок одного из этих видов, а именно альпийской *P. villosa,* [28] и показал, что она опыляется исключительно чешуекрылыми.

*** Кох знал, что этот вид гомостилен: см. «Treviranus über Dichogamie nach Sprengel und Darwin, Bot. Zeitung, Jan. 2, 1863, S. 4.

ляются пыльцой другого экземпляра, а не своей собственной, и из этого факта он заключает, что они субгетеростильны по функции, но не по структуре. Но в этом случае нет никаких данных, доказывающих существование двух групп особей, лишь слабо различающихся функционально и в то же время приспособленных к реципрокному опылению, а ведь в этом сущность гетеростилии. Сам по себе факт большей плодовитости растения при опылении его пыльцой другой особи, чем при опылении собственной пыльцой, обычен для очень многих видов, как я показал это в моей работе «О действии перекрестного опыления и самоопыления».

Hottonia palustris[30]

Этот обитающий в воде представитель Primulaceae явно гетеростилен, так как пестик длинностолбчатой формы выдается наружу далеко из цветка, тычинки же спрятаны в трубке [венчика]; в то же время у короткостолбчатых цветов тычинки выдаются далеко наружу, а пестик спрятан. Это различие двух форм привлекало внимание ряда ботаников, в том числе и Шпренгеля,* который в 1793 г., со свойственной ему проницательностью, выражает уверенность в том, что наличие двух форм не является случайным, хотя он и не может объяснить их назначения. Пестик длинностолбчатой формы более чем вдвое длиннее пестика короткостолбчатой, рыльце ее несколько меньше, но шероховатее. Г. Мюллер** дает изображение сосочков на рыльцах обеих форм; у длинностолбчатой формы они более чем вдвое длиннее и значительно толще, чем сосочки у короткостолбчатой формы. Пыльники одной формы стоят не точно на одном уровне с рыльцем другой формы, так как расстояние между органами больше у короткостолбчатой формы, чем у длинностолбчатой в отношении 100 к 71. У засушенных экземпляров, размоченных затем в воде, пыльники короткостолбчатой формы больше, чем у длинностолбчатой, в отношении 100 к 83. Зерна пыльцы короткостолбчатых цветов также заметно больше зерен пыльцы длинностолбчатых; отношение диаметров размоченных зерен равно, по моим измерениям, 100 к 64, по измерениям же Г. Мюллера —100 к 61; вероятно, его данные более точны, чем мои. Содержимое крупных зерен пыльцы более грубозернисто и более бурого цвета, чем содержимое мелких зерен. Таким образом, две формы Hottonia во многих отношениях вполне соответствуют двум формам гетеростильных видов Primula. Цветы Hottonia перекрестно опыляются, по Мюллеру, главным образом, при посредстве двукрылых.

М-р Скотт *** произвел несколько опытов с короткостолбчатым растением и нашел, что легитимные союзы во всех отношениях являются более плодовитыми, чем иллегитимные; но после опубликования его работы Г. Мюллер проделал более полные опыты, и я даю его результаты в таблице 13, пересоставленной по моему обычному плану [стр. 74].

Всего замечательнее в этой таблице незначительное среднее число семян, полученных при иллегитимном опылении короткостолбчатых цветов и необыкновенно высокое среднее число семян, полученных при

* «Das entdeckte Geheimniss der Natur», S. 103.
** «Die Befruchtung» etc., S. 350.
*** «Journ. Linn. Soc. Bot.», vol. VIII, 1864, p. 79.

иллегитимном опылении длинностолбчатых цветов, в том и другом случае по отношению к продукции легитимно опыленных цветов.* Два легитимных союза по сравнению с двумя иллегитимными дают количества семян, которые относятся, как 100 к 61.

ТАБЛИЦА 13

Hottonia palustris (по Г. Мюллеру)

Тип союза	Число исследованных коробочек	Среднее число семян в одной коробочке
Длинностолбчатая форма, опыленная пыльцой короткостолбчатой. Легитимный союз.	34	91,4
Длинностолбчатая форма, опыленная пыльцой той же формы, но с другого растения. Иллегитимный союз.	18	77,5
Короткостолбчатая форма, опыленная пыльцой длинностолбчатой. Легитимный союз	30	66,2
Короткостолбчатая форма, опыленная пыльцой той же формы. Иллегитимный союз.	19	18,7
Два легитимных союза вместе	64	78,8
Два иллегитимных союза вместе	37	48,1

Г. Мюллер испытал также эффект иллегитимного опыления длинностолбчатых и короткостолбчатых цветов их собственной пыльцой вместо пыльцы с другого экземпляра той же формы, и результаты получились поразительные. Коробочки, развившиеся из длинностолбчатых цветов, опыленных таким образом, содержали в среднем только 15,7 семени вместо 77,5, а из короткостолбчатых 6,5 вместо 18,7 семени на одну коробочку. Число 6,5 совпадает очень близко с результатом м-ра Скотта для этой формы, опыленной таким же способом.

По наблюдениям д-ра Торрея, *Hottonia inflata*, обитающая в Соединенных Штатах, видимо, не гетеростильна, но замечательна тем, что образует клейстогамные цветы, как это будет показано в последней главе этой работы.

* Г. Мюллер говорит («Die Befruchtung» etc., S. 352), что длинностолбчатые цветы, иллегитимно опыленные, дают столько же семян, как и легитимно опыленные, но складывая приведенные им числа семян из всех коробочек, образовавшихся в результате опыления двумя методами, я пришел к результатам, показанным в таблице 13. Среднее количество в длинностолбчатых коробочках при легитимном опылении 91,4, а при иллегитимном 77,5, т. е. они относятся, как 100 к 85. Г. Мюллер согласен со мной, что это правильный метод оценки данного случая.

Кроме большинства Primula и Hottonia, гетеростильна также *Androsace* (или Gregoria, или Aretia) *vitalliana*.[31] М-р Скотт * опылил 21 цветок на трех короткостолбчатых растениях в Эдинбургском ботаническом саду их собственной пыльцой, и ни один не дал ни одного семени; восемь же из них, опыленные пыльцой той же формы, но с другого экземпляра, образовали две пустых коробочки. Ему удалось исследовать лишь засушенные экземпляры длинностолбчатой формы. Но доказательств, повидимому, достаточно, чтобы не питать никаких сомнений относительно гетеростильности Androsace. Фриц Мюллер прислал мне из Южной Бразилии засушенные цветы одной Statice, которую он счел гетеростильной. У одной формы пестик был значительно длиннее и тычинки несколько короче, чем соответствующие органы у другой формы. Но так как у формы с более короткими столбиками рыльца достигали пыльников в том же самом цветке и я не мог открыть на сухих экземплярах двух форм каких-либо различий в их рыльцах или в размерах их зерен пыльцы, то я не решаюсь приводить это растение в качестве гетеростильного. По данным Вошэ, я был склонен считать *Soldanella alpina* гетеростильной, но невозможно, чтобы Кернер, тщательно изучавший это растение, мог просмотреть такой факт.[32] Также казалось вероятным, на основании других данных, что Pyrola могут оказаться гетеростильными, но Г. Мюллер исследовал для меня два вида в северной Германии и нашел, что это не так.

* См. также Treviranus в «Bot. Zeitung», 1863, стр. 6, о диморфизме этого растения.

ГЛАВА II

ГИБРИДНЫЕ ПРИМУЛЫ

Oxlip [«бычья губа»] — естественный гибрид между *Primula veris* и *vulgaris*.—Различия в структуре и функции между двумя родительскими видами. — Результат скрещивания длинностолбчатой и короткостолбчатой oxlip друг с другом и с двумя формами обоих родительских видов.— Характер потомства искусственно самоопыленной и естественно перекрестно опыленной oxlip.— *Primula elatior* является самостоятельным видом.— Гибриды между другими гетеростильными видами Primula.—Дополнительное замечание о спонтанно образующихся гибридах в роде Verbascum.

Различные виды Primula образовали в естественной обстановке по всей Европе необыкновенное количество гибридных форм. Профессор Кернер нашел, например, в Альпах не менее двадцати пяти таких форм.* Частому появлению гибридов в этом роде благоприятствует, несомненно, то, что большинство видов гетеростильно и, следовательно, нуждается в перекрестном опылении с помощью насекомых; однако в некоторых других родах, виды которых не гетеростильны и которые в некоторых отношениях кажутся не вполне приспособленными для гибридного опыления, наблюдается тем не менее широкая гибридизация. В некоторых районах Англии часто встречается обыкновенная oxlip («бычья губа») — гибрид между баранчиками (*P. veris*, или *officinalis*) и первоцветом (*P. vulgaris*, или *acaulis*), а временами она попадается почти повсюду. Благодаря частоте этой промежуточной гибридной формы и наличию бардфильдской oxlip (*P. elatior*), которая сходна в известной степени с обыкновенной oxlip, право этих трех форм быть возведенными на ранг самостоятельных видов дискутировалось чаще и обстоятельнее, чем, пожалуй, в отношении какого-либо другого растения. Линней считал *P. veris*, *vulgaris* и *elatior* разновидностями одного и того же вида, как это делают и в настоящее время некоторые выдающиеся ботаники, в то время как другие, тщательно изучившие эти растения, не сомневаются в том, что они являются самостоятельными видами. Следующие наблюдения доказывают, как я думаю, что последняя точка зрения правильна,[33] они показывают также, что обыкновенная oxlip является гибридом между *P. veris* и *vulgaris*.

Баранчики отличаются по общему облику от первоцвета настолько явно, что нет необходимости говорить здесь что-либо относительно их внешних признаков.** Но некоторые, менее бросающиеся в глаза раз-

* «Die Primulaceen - Bastarde», «Oest. Bot. Zeitschrift, Jahr 1875, № 3, 4 и 5. См. также Годрон о гибридных примулах в «Bull. Soc. Bot. de France», t. X, 1853, p. 178. Также в «Revue des Sciences Nat.», 1875, p. 331.

** Преподобный У. А. Лейтон установил определенные различия в форме коробочек и семян, «Ann. and Mag. of Nat. Hist.», 2nd series, vol. II, 1848, p. 164.

личия заслуживают упоминания. Так как оба вида гетеростильны, то их полная плодовитость зависит от насекомых. Баранчики посещаются обычно днем крупными шмелями (а именно — *Bombus muscorum* и *hortorum*), а ночью ночными бабочками, из которых я видел *Cucullia*. Первоцвет никогда (говорю это на основании многолетних наблюдений) не посещается крупными шмелями и только изредка мелкими видами; следовательно, его опыление зависит почти исключительно от ночных бабочек. В строении цветов этих двух растений нет ничего, что бы предопределяло посещение их столь различными насекомыми. Но они издают различный запах, и, может быть, их нектар различается по вкусу. Обе формы первоцвета, длинностолбчатая и короткостолбчатая, при легитимном и естественном опылении дают в среднем значительно большее количество семян в коробочке, чем баранчики, а именно в отношении 100 к 55. При иллегитимном опылении они также более плодовиты, чем две формы баранчиков, что доказывается бо̀льшим процентом их цветов, дающих коробочки, и бо̀льшим средним количеством семян, содержащихся в коробочке. Кроме того, разница между количеством семян, получаемых при иллегитимном опылении длинностолбчатых и короткостолбчатых цветов первоцвета, больше, чем между соответствующими числами у двух форм баранчиков. Длинностолбчатые цветы первоцвета, защищенные от доступа всех насекомых, за исключением таких мелких, как трипсы, дали значительное число коробочек, содержащих в среднем по 19,2 семени в коробочке; в то же время 18 растений длинностолбчатых баранчиков, поставленные в точно такие же условия, не дали ни одного семени.

Первоцвет, как каждый знает, цветет весной немного раньше баранчиков и занимает несколько иного характера местообитания и районы. Первоцвет растет, главным образом, по берегам или в лесах, между тем как баранчики встречаются на более открытых местах. Географическое распространение этих двух форм также различно. Д-р Бромфильд отмечает,* что «первоцвет отсутствует во всей внутренней области Северной Европы, где баранчики встречаются в диком состоянии». В Норвегии, однако, оба растения, достигают одного и того же градуса северной широты.**

Баранчики и первоцвет при скрещивании ведут себя как самостоятельные виды, так как при этом они далеко не плодовиты. Гертнер *** опылил 27 цветов *P. vulgaris* пыльцой *P. veris* и получил 19 коробочек, но они не содержали ни одного хорошего семени. Он опылил также 21 цветок *P. veris* пыльцой *P. vulgaris* и получил только пять коробочек, семена в которых были в еще худшем состоянии. Гертнер не знал ничего о гетеростилии, и его полная неудача, возможно, объясняется тем, что он скрещивал одинаковые формы баранчиков и первоцвета; так как такие скрещивания имеют иллегитимный, а не только гибридный характер, это должно было повысить их стерильность. Мои опыты были несколько счастливее. Двадцать один цветок — в это число входили обе формы баранчиков и первоцвета — были скрещены легитимно и дали семь коробочек (т. е. 33%), содержавших в среднем по 42 семени; однако

* «Phytologist», vol. III, p. 649.

** H. Lecoq, «Géographie Bot. de l'Europe», tome VIII, 1858, pp. 141, 144. См. также «Ann. and Mag. of Nat. Hist.», IX, 1842, pp. 156, 515. Также Boreau, «Flore du centre de la France». 1840, t. II, p. 376. Относительно редкости *P. veris* в западной Шотландии см. H. C. Watson, «Cybele Britannica», II, p. 293.

*** «Bastarderzeugung», 1849, S. 721.

некоторые из этих семян были настолько тощи, что, вероятно, не взошли бы.[34] Двадцать один цветок на тех же баранчиках и первоцветах были также скрещены иллегитимно, и они также дали семь коробочек (или 33%), но последние содержали в среднем лишь по 13 хороших и плохих семян. Я должен, однако, констатировать, что некоторые из вышеупомянутых цветов первоцвета были опылены пыльцой polyanthus, который, несомненно, является разновидностью баранчиков, как можно заключить по полной плодовитости *inter se* [между собой] скрещиваемого потомства этих двух растений.* Чтобы показать, насколько стерильны эти гибридные союзы, я напомню читателю, что 90% цветов первоцвета, опыленных легитимно пыльцой первоцвета, дало коробочки, содержавшие в среднем по 66 семян, и что 54% цветов, опыленных иллегитимно, дало коробочки, содержавшие в среднем по 3,55 семени. Первоцвет, особенно короткостолбчатая его форма, при опылении баранчиками, менее стерилен, — как это наблюдал и Гертнер, — чем баранчики при опылении первоцветом. Вышеописанные опыты показывают также, что скрещивание однородных форм первоцвета и баранчиков более стерильно, чем скрещивание различных форм этих двух видов.

Семена, полученные в результате многочисленных предыдущих скрещиваний, были высеяны, но не проросли, за исключением тех из них, которые были получены в результате опыления короткостолбчатого первоцвета пыльцой polyanthus, и это были наилучшие семена из всей партии. Таким образом, я вырастил шесть растений и сравнил их с группой диких oxlip, которую я пересадил в свой сад. Одна из этих диких oxlip имела несколько более крупные цветы, чем остальные, и она была идентична по всем своим признакам (листья, цветоножки и цветы) с моими шестью растениями, за исключением того, что цветы последних были окрашены в грязновато-красный цвет, так как они происходили от polyanthus.

Таким образом, мы видим, что баранчики и первоцвет могут быть скрещены друг с другом не иначе, как только с большими трудностями; что они явно отличаются друг от друга по внешнему облику; что они отличаются также по ряду физиологических признаков; что они занимают несколько различные местообитания и имеют различные ареалы. Поэтому ботаники, считающие эти растения разновидностями, должны доказать, что характер их менее устойчив, чем у большинства видов, и свидетельства в пользу такого непостоянства характера кажутся с первого взгляда очень сильными. Они опираются прежде всего на то, что многие компетентные наблюдатели утверждают, будто они выращивали баранчики, первоцветы и oxlip из семян одного и того же растения, и, во-вторых, на частое нахождение в природе растений, представляющих все переходы от баранчиков к первоцвету.

Первое утверждение, однако, имеет мало цены, ибо ввиду того, что раньше не понимали значения гетеростилии, растения, дающие семена,

* М-р Скотт, обсуждая природу polyanthus (Proc. Linn. Soc. Bot.», VIII, 1864, p. 103), пришел к другому выводу, но я не думаю, чтобы его опыты были достаточно многочисленны. Степень бесплодия при скрещивании подвержена большим колебаниям. Пыльца баранчиков вначале более эффективна на первоцвете, чем пыльца polyanthus, так как 12 цветов обеих форм первоцвета, опыленных легитимно и иллегитимно пыльцой баранчиков, дали пять коробочек, содержавших в среднем по 34,4 семени, между тем как 18 цветов, подобным же образом опыленных пыльцой polyanthus, дали только пять коробочек, содержавших лишь по 22,6 семени. С другой стороны, семена, полученные при опылении пыльцой polyanthus, были, несомненно, наилучшими из всей партии и единственными, которые взошли.

совершенно* не защищались от посещения их насекомыми, и поэтому риск, что изолированный экземпляр баранчиков или несколько баранчиков одной и той же формы будут опылены соседним первоцветом и дадут oxlip, столь же велик, как и в том случае, когда один пол двудомного растения в подобных же условиях скрестится с противоположным полом близкого вида, растущим по соседству. М-р Г. Ч. Уотсон, критический и очень внимательный наблюдатель, проделал много опытов, высевая семена баранчиков и различных сортов oxlip, и пришел к тому выводу,** «что из семян баранчиков могут развиваться как баранчики, так и oxlip, а из семян oxlip могут развиться как баранчики, так и oxlip и первоцветы». Этот вывод вполне согласуется со взглядом, что во всех случаях, когда получаются такие результаты, незащищенные баранчики были опылены первоцветом, а незащищенный oxlip — либо баранчиками, либо первоцветом, так как в последнем случае мы можем ожидать, что вследствие реверсии, которая, как известно, вступает в силу у гибридов, время от времени должны воспроизводиться обе родительские формы в их чистом виде, наряду с многочисленными промежуточными. Тем не менее, два следующих сообщения представляют значительные трудности. Преподобный проф. Генсло *** вырастил из семян баранчиков, росших в его саду, различные сорта oxlip и один настоящий первоцвет; возможно, что одно указание в той же работе проливает свет на этот аномальный результат. Проф. Генсло до этого пересадил в свой сад один экземпляр баранчиков, который на следующий год совершенно изменил свой облик и стал походить на oxlip. В ближайший год он снова изменил свой характер и образовал, в дополнение к обыкновенным зонтикам, небольшое число одноцветковых побегов, несших несколько меньшие и немного темнее, чем у обыкновенного первоцвета, окрашенные цветы. На основании моих наблюдений над oxlip, я не сомневаюсь, что это растение было именно oxlip в состоянии сильной изменчивости, почти подобном знаменитому *Cytisus adami*.[36] Этот предполагаемый oxlip был размножен отводками, которые были рассажены в различных местах сада, и если проф. Генсло взял по ошибке семена с одного из этих растений, особенно если оно было опылено первоцветом, то результат становится вполне понятным. Другой случай еще труднее понять: д-р Герберт **** вырастил из семян высококультурных красных баранчиков баранчики, oxlip различных сортов и один первоцвет. Если этот случай правильно описан, в чем я сомневаюсь, то он объясним лишь при мало вероятном допущении, что [экземпляр] красных баранчиков был нечистого происхождения. У видов и разновидностей многих видов при скрещивании один вид иногда сильно преобладает над другим; известны случаи,***** когда разновидность, скрещенная с другой, дала потомство, которое в ряде признаков, как окраска,

* Один автор [35] указывает в «Phytologist» (vol. III, p. 703), что он накрывал стеклянными колпаками баранчики, первоцветы и т. п., с которыми он экспериментировал. Он описывает все детали своего опыта, однако не говорит, что он искусственно опылял свои растения; тем не менее, он получил такое огромное количество семян, какого просто не могло быть. Поэтому в данном опыте должно быть имела место какая-нибудь страшная ошибка, и мы можем пройти мимо него, как не имеющего значения.

** «Phytologist», II, pp. 217, 852; III, p. 43.

*** Loudon's «Mag. of Nat. Hist.», III, 1830, p. 409.

**** «Transact. Hort. Soc.», IV. p. 19.

***** Я привел примеры в моей работе «Изменения животных и растений при одомашнении», гл. XV (2 изд., vol. II, p. 69) [см. наст. издание, том IV].

опушение и т. д., оказалось тождественным с родителем, произведшим пыльцу, и было совершенно не похоже на материнское растение, но я не знаю ни одного случая потомства, получившегося в результате перекрестного опыления, которое бы в значительном числе существенных признаков походило только на одного отца. Поэтому очень мало вероятно, чтобы чистые баранчики, опыленные первоцветом, когда-либо произвели первоцвет чистый по виду. Хотя факты, приводимые д-ром Гербертом и проф. Генсло, трудно объяснимы, тем не менее, пока не будет показано, что тщательно защищенные от насекомых баранчики или первоцвет произведут по крайней мере oxlip, все до сих пор сообщенные случаи недостаточны для того, чтобы склонить нас к допущению, что баранчики и первоцвет являются лишь разновидностями одного и того же вида.

Ценность отрицательных доказательств мала; однако следующие факты заслуживают упоминания. Несколько баранчиков, пересаженных с поля в кустарники, снова были посажены в хорошо удобренную землю. На следующий год они были защищены от насекомых, искусственно опылены и полученные таким образом семена были высеяны в парник. Молодые растения были затем высажены, одни — на очень богатую почву, другие — на твердую бедную глину, третьи — в старый торф и четвертые — в горшки в оранжерею, так что эти растения, в количестве 765, так же как и их родители, были подвергнуты разнообразным и неестественным воздействиям. Но ни одно из них не дало ни в чем ни малейшего отклонения, за исключением размеров; те, которые были посажены в торф, достигли чуть ли не гигантских размеров, те же, которые были посажены в глину, были совершенно карликового роста.

Я, конечно, нисколько не сомневаюсь в том, что баранчики, подвергнутые в течение *многих* последовательных поколений измененным условиям, будут изменяться и что это иногда может происходить и в естественных условиях. Больше того, по закону аналогичной изменчивости,[37] разновидности какого-либо вида Primula будут, вероятно, походить в некоторых случаях на другие виды того же рода. Например, я вырастил красный первоцвет из семян защищенного [от насекомых] растения, и цветы его, хотя все еще походили на цветы первоцвета, в один из годов развили зонтики на длинной цветоножке, как у баранчиков.

Что касается второй группы фактов, приводимых в пользу того, что баранчики и первоцвет лишь разновидности, а именно бесспорного наличия в природе многочисленных переходных форм,* то если удастся показать, что обыкновенный дикий oxlip, имеющий переходный характер между баранчиками и первоцветом, сходен по стерильности и в других существенных признаках с гибридным растением, и если можно будет далее показать, что oxlip, хотя и стерильный в довольно высокой степени, может быть опылен любым из родительских видов и таким образом дать начало еще более тонким переходам, то тогда наличие таких переходных форм в природе перестанет быть сколько-нибудь веским доводом в пользу того, что баранчики и первоцвет являются разновидностями, и действительно сделается доводом в пользу прямо противоположного положения. Гибридное происхождение растения в естественной обстановке может быть установлено на основании четырех признаков. Во-первых, по его нахождению только там, где встречаются или встречались в недавнее время оба предполагаемых родительских вида, а это именно и имеет место, насколько мне известно, в отношении

* См. превосходную статью по этому вопросу м-ра Г. Ч. Уотсона в «Phytologist», vol. III, p. 43.

oxlip: *P. elatior* Jacq., которая, как мы сейчас увидим, является самостоятельным видом, не должна при этом смешиваться с обыкновенным oxlip. Во-вторых, потому, что предполагаемое гибридное растение должно быть более или менее промежуточным по своим признакам между двумя родительскими видами, и особенно по сходству его с искусственными гибридами, полученными между теми же двумя видами. Oxlip как раз промежуточен по своим признакам и сходен во всех отношениях, за исключением окраски венчика, с гибридами, искусственно полученными между первоцветом и polyanthus, а последняя является разновидностью баранчиков. В-третьих, потому, что предполагаемые гибриды более или менее стерильны при скрещивании *inter se*; но чтобы вполне проверить это, необходимо скрещивать два различных растения от одних родителей, а не два цветка с одного и того же растения, так как многие настоящие виды растений более или менее стерильны при опылении пыльцой с той же самой особи, а в случае гибридов гетеростильных видов должны скрещиваться противоположные формы. В-четвертых, наконец, потому, что предполагаемые гибриды гораздо более плодовиты при скрещивании с любым чистым родительским видом, чем при скрещивании *inter se*, но все же не так плодовиты, как родительские виды.

Чтобы проверить два последних пункта, я пересадил группу диких oxlip в свой сад. Она состояла из одного длинностолбчатого и трех короткостолбчатых растений, которые были очень сходны между собой, за исключением того, что у одного из растений были несколько более крупные венчики. Проделанные опыты и полученные результаты даны в пяти нижеследующих таблицах. Необходимо не менее двадцати различных скрещиваний, чтобы вполне установить плодовитость гибридных гетеростильных растений как *inter se*, так и с их обоими родительскими видами. В данном случае за четыре года было скрещено 256 цветов. Любопытно отметить, что если бы кому-либо вздумалось вырастить гибриды между двумя триморфными гетеростильными видами, то он должен был бы произвести 90 различных соединений, чтобы всесторонне установить их плодовитость, и так как для каждого случая он должен был бы взять по меньшей мере по 10 цветов, то он был бы принужден опылить 900 цветов и подсчитать их семена. Это, по всей вероятности, истощило бы терпение самого терпеливого человека.

Таблица 14

Скрещивания inter se между двумя формами обыкновенного oxlip

Иллегитимный союз	*Легитимный союз*	*Иллегитимный союз*	*Легитимный союз*
Короткостолбчатый oxlip, опыленный пыльцой короткостолбчатого oxlip: опылено 20 цветов, не образовалось ни одной коробочки.	Короткостолбчатый oxlip, опыленный пыльцой длинностолбчатого oxlip: опылено 10 цветов, не образовалось ни одной коробочки.	Длинностолбчатый oxlip, опыленный своей собственной пыльцой: опылено 24 цветка, образовались пять коробочек, содержавших 6, 10, 20, 8 и 14 семян. Среднее 11,6.	Длинностолбчатый oxlip, опыленный пыльцой короткостолбчатого oxlip: опылено 10 цветов, коробочек не образовалось.

Таблица 15

Каждая из обеих форм Oxlip опылялась пыльцой обеих форм баранчиков — P. veris

Иллегитимный союз	*Легитимный союз*	*Иллегитимный союз*	*Легитимный союз*
Короткостолбчатый oxlip, опыленный пыльцой короткостолбчатых баранчиков: опылено 18 цветов, не образовавших ни одной коробочки.	Короткостолбчатый oxlip, опыленный пыльцой длинностолбчатых баранчиков: опылено 18 цветов, образовались три коробочки, содержавшие 7, 3 и 3 плохих семян, повидимому, не способных взойти.	Длинностолбчатый oxlip, опыленный пыльцой длинностолбчатых баранчиков: опылено 11 цветов, образовалась одна коробочка, содержавшая 13 плохих семян.	Длинностолбчатый oxlip, опыленный пыльцой короткостолбчатых баранчиков: опылено 5 цветов, образовались две коробочки, содержавшие 21 и 28 вполне хороших семян.

Таблица 16

Каждая из обеих форм Oxlip опылялась пыльцой обеих форм первоцвета — P. vulgaris

Иллегитимный союз	*Легитимный союз*	*Иллегитимный союз*	*Легитимный союз*
Короткостолбчатый oxlip, опыленный пыльцой короткостолбчатого первоцвета: опылено 34 цветка, образовались две коробочки, содержавшие 5 и 12 семян.	Короткостолбчатый oxlip, опыленный пыльцой длинностолбчатого первоцвета: опылено 26 цветов, образовались шесть коробочек, содержавшие 16, 20, 5, 10, 19 и 24 семени. Среднее 15.7. Многие семена очень тощи, некоторые хороши.	Длинностолбчатый oxlip, опыленный пыльцой длинностолбчатого первоцвета: опылено 11 цветов, образовались четыре коробочки, содержавшие 10, 7, 5 и 6 плохих семян. Среднее 7,0.	Длинностолбчатый oxlip, опыленный пыльцой короткостолбчатого первоцвета: опылено 5 цветов, образовались пять коробочек, содержавшие 26, 32, 23, 28 и 34 семени. Среднее 28,6.

Таблица 17

Каждая из обеих форм баранчиков опылялась пыльцой обеих форм Oxlip

Иллегитимный союз	*Легитимный союз*	*Иллегитимный союз*	*Легитимный союз*
Короткостолбчатые баранчики, опыленные пыльцой короткостолбчатого oxlip: опылено 8 цветов, не образовалось ни одной коробочки.	Длинностолбчатые баранчики, опыленные пыльцой короткостолбчатого oxlip: опылено 8 цветов, образовалась одна коробочка, содержавшая 26 семян.	Длинностолбчатые баранчики, опыленные пыльцой длинностолбчатого oxlip: опылено 8 цветов, образовалось три коробочки, содержавших 5, 6 и 14 семян. Среднее 8,3.	Короткостолбчатые баранчики, опыленные пыльцой длинностолбчатого oxlip: опылено 8 цветов, образовались восемь коробочек, содержавшие 58, 38, 31, 44, 23, 26, 37 и 66 семян. Среднее 40,4.

Таблица 18

Каждая из обеих форм первоцвета опылялась пыльцой обеих форм Oxlip

Иллегитимный союз	*Легитимный союз*	*Иллегитимный союз*	*Легитимный союз*
Короткостолбчатый первоцвет, опыленный пыльцой короткостолбчатого oxlip: опылено 8 цветов, не образовалось ни одной коробочки.	Длинностолбчатый первоцвет, опыленный пыльцой короткостолбчатого oxlip: опылено 8 цветов, образовались две коробочки, содержавшие 5 и 2 семени.	Длинностолбчатый первоцвет, опыленный пыльцой длинностолбчатого oxlip: опылено 8 цветов, образовались восемь коробочек, содержавших 15, 7, 12, 20, 22, 7, 16 и 13 семян. Среднее 14,0.	Короткостолбчатый первоцвет, опыленный пыльцой длинностолбчатого oxlip: опылено 8 цветов, образовались четыре коробочки, содержавшие 52, 52, 42 и 49 семян, как хороших, так и плохих. Среднее 48,7.

Мы видим в этих пяти таблицах число коробочек и семян, образовавшихся при скрещивании обеих форм oxlip легитимным и иллегитимным образом друг с другом и с двумя формами баранчиков и первоцвета. Должен заметить, что пыльца двух короткостолбчатых oxlip состояла лишь из мелких абортированных беловатых клеток, но у третьего короткостолбчатого растения около одной пятой пыльцы находилось в здоровом состоянии. Неудивительно поэтому, что ни короткостолбчатые, ни длинностолбчатые oxlip не дали ни одного семени при опылении этой пыльцой. То же было с чистыми баранчиками и первоцветом при иллегитимном опылении их этой пыльцой; но когда они опылялись легитимно, они давали небольшое число хороших семян. Женские органы короткостолбчатого oxlip, хотя и сильно ослабленные, находились все-таки в лучшем состоянии, чем мужские органы, так как, несмотря на то, что короткостолбчатые oxlip, совершенно не давали семян при опылении длинностолбчатыми oxlip и лишь очень небольшое число при иллегитимном опылении чистыми баранчиками или первоцветами, тем не менее они дали при легитимном опылении этими видами, особенно длинностолбчатым первоцветом, небольшой урожай хороших семян.

Длинностолбчатый oxlip был плодовитее трех короткостолбчатых oxlip, и почти половина его пыльцы была в здоровом состоянии. Он не давал семян при легитимном опылении короткостолбчатым oxlip, но это, без сомнения, зависело от плохого состояния пыльцы последнего, так как при иллегитимном опылении (таблица 14) своей собственной пыльцой он дал некоторое количество хороших семян, хотя и значительно меньшее, чем то, которое произвели бы самоопыленные баранчики или первоцветы. Длинностолбчатый oxlip также дал очень низкое среднее число семян, как можно видеть в третьем столбце четырех последних таблиц, как при иллегитимном опылении пыльцой чистых баранчиков и первоцветов, так и при иллегитимном опылении последних его пыльцой. Четыре соответствующих легитимных союза были, однако, умеренно плодовитыми, а один (между короткостолбчатыми баранчиками и длинностолбчатым oxlip в таблице 17) оказался почти столь же плодовитым, как если бы оба родителя были чистыми видами. Короткостолбчатый первоцвет, легитимно опыленный длинностолбчатым oxlip (табли-

ца 18), также дал довольно хороший средний урожай, именно 48,7 семени, но когда этот же короткостолбчатый первоцвет был опылен длинностолбчатым первоцветом, он дал в среднем 65 семян. Если мы объединим все десять легитимных союзов и то же сделаем с десятью иллегитимными, то получим, что 29% цветов, опыленных легитимно, дали коробочки, причем последние содержали в среднем 27,4 хороших и плохих семян; в то же время только 15% цветов, опыленных иллегитимно, дали коробочки, причем последние содержали в среднем всего 11,0 хороших и плохих семян.

В предшествующей части этой главы было показано, что иллегитимные скрещивания между длинностолбчатой формой первоцвета и длинностолбчатыми баранчиками и между короткостолбчатым первоцветом и короткостолбчатыми баранчиками более стерильны, чем легитимные скрещивания между этими двумя видами; теперь же мы видим, что правило это применимо почти без исключения и к их гибридному потомству, скрещивается ли последнее *inter se*, или с каким-либо родительским видом, так что в этом частном случае, — но, как мы это увидим сейчас, не в других случаях,— одному и тому же правилу подчиняются как чистые союзы между двумя формами одного и того же гетеростильного вида, так и скрещивания между двумя различными гетеростильными видами или их гибридным потомством.

Семена длинностолбчатого oxlip, опыленного своею собственной пыльцой, были высеяны, и из них выросло три длинностолбчатых растения. Первое из них было во всех признаках идентично с родителем. Второе несло несколько меньшие цветы, более бледной окраски, почти такие же, как у первоцвета; цветоносы были сначала одноцветковые, но в конце сезона развился высокий толстый цветонос, несший много цветов, подобно родительскому oxlip. Третье растение также сначала развило только одноцветковые цветоносы с несколько меньшими и более темными желтыми цветами, но оно рано погибло. Второе растение также погибло в сентябре, а первое растение, несмотря на то, что все три растения росли в весьма благоприятных условиях, выглядело очень болезненным. Из этого мы можем сделать вывод, что потомство самоопыленных oxlip едва ли способно существовать в естественных условиях. Я был удивлен, найдя, что все зерна пыльцы в первом из этих сеянцев oxlip оказались здоровыми, а во втором — только небольшое число их было плохим. Эти два растения, однако, не имели силы произвести нормальное количество семян, так как хотя они и были оставлены неприкрытыми и были окружены чистыми первоцветами и баранчиками, коробочки их содержали по подсчетам в среднем всего от пятнадцати до двадцати семян.

Так как мне пришлось вести большое число опытов, я не высеял семян, полученных путем скрещивания обеих форм первоцвета и баранчиков с обеими формами oxlip, о чем я теперь очень сожалею; но я выяснил одно интересное обстоятельство, а именно характер потомства экземпляров oxlip, росших в естественном состоянии по соседству с первоцветами и баранчиками. Эти oxlip были те же самые растения, с которыми ставились опыты, и которые, после того как их семена были собраны, были высажены. Из семян, полученных таким образом, выросло восемь растений, которые в цвету могли сойти за чистые первоцветы, но при более тщательном сравнении оказалось, что у них глазок в центре венчика более темножелтого цвета, а цветоножки длиннее. Позже одно из этих растений выбросило два голых цветоноса в 7 дюй-

мов высоты, которые несли зонтики цветов такого же характера, как и раньше. Этот факт заставил меня исследовать и другие растения, после того как они отцвели и были выкопаны, и я нашел, что у всех цветоножки выходили из очень короткого общего цветоноса, ни следа которого невозможно обнаружить у чистого первоцвета. Таким образом, эти растения являются прекрасным переходом между oxlip и первоцветом, склоняясь несколько в сторону последнего, и мы можем с уверенностью заключить, что родительские oxlip были опылены окружающими первоцветами.

Приведенные разнообразные факты устраняют всякое сомнение в том, что обыкновенный oxlip является гибридом между баранчиками (*P. veris*, Brit. Fl.) и первоцветом (*P. vulgaris*, Brit. Fl.), как это и предполагалось многими ботаниками. Вероятно, возникновение oxlip может происходить как на баранчиках, так и на первоцвете, в качестве растения, образующего семяпочки, но чаще на последнем, насколько я могу судить по характеру местообитаний, в которых обычно встречается oxlip,* а также по тому, что первоцветы, опыленные баранчиками, более плодовиты, чем баранчики, опыленные первоцветами. Сами гибриды также несколько более плодовиты при скрещивании с первоцветами, чем с баранчиками. Какое бы растение не являлось образующим семяпочки, скрещивание, вероятно, происходит между различными формами двух видов, так как мы видели, что легитимные гибридные союзы более плодовиты, чем иллегитимные. Сверх того, один из моих друзей в Сёррее нашел, что из 29 экземпляров oxlip, росших по соседству с его домом, 13 растений было длинностолбчатых и 16 короткостолбчатых; если бы родительские растения были иллегитимно соединены, то должна была бы значительно преобладать либо длинностолбчатая, либо короткостолбчатая форма, в чем в дальнейшем мы будем иметь достаточные основания убедиться. Случай с oxlip интересен, так как едва ли известен еще какой-либо пример гибрида, возникающего спонтанно в таких больших количествах на столь обширных пространствах. Обыкновенный oxlip (не *P. elatior*, Jacq.) встречается почти повсюду в Англии там, где растут баранчики и первоцветы. В некоторых районах, как я это видел около Гартфильда в Сёссексе и в некоторых частях Сёррея, экземпляры его можно найти по краю почти каждого поля и каждой рощицы. В других районах oxlip встречается сравнительно редко: поблизости от места, где я живу, я нашел за последние двадцать пять лет не более пяти или шести растений или групп растений. Трудно сказать, что является причиной такого разнообразия в их численности. Необходимо, чтобы растение или несколько растений, принадлежащих к одной и той же форме одного из родительских видов, росли вблизи противоположной формы другого родительского вида; необходимо далее, чтобы оба вида посещались одним и тем же видом насекомых, без сомнения ночной бабочкой. Причиной редкости oxlip в некоторых районах может быть редкость некоторых ночных бабочек, которые в других районах обычно посещают как первоцвет, так и баранчики.

Наконец, так как баранчики и первоцвет отличаются друг от друга рядом вышеприведенных признаков,— так как они в высшей степени стерильны при скрещивании друг с другом,— так как нет достоверных доказательств, чтобы какой-либо вид без скрещивания породил другой

* См. также об этом Hardwicke's «Science-Gossip», 1867, pp. 114, 137.

вид или какую-нибудь промежуточную между ними форму,— и так как промежуточные формы, которые часто находятся в природе, оказываются, как это было показано, более или менее стерильными гибридами первого или второго поколения,—то мы в дальнейшем должны считать баранчики и первоцвет хорошими и настоящими видами.

Primula elatior, Jacq., или бардфильдский oxlip, найдена в Англии только в двух или трех восточных графствах. На континенте она имеет несколько отличный от баранчиков и первоцвета ареал и обитает в некоторых районах, в которых ни один из этих видов не встречается.* По общему облику она отличается настолько сильно от обыкновенного oxlip, что всякий, кому часто приходилось видеть обе формы в живом состоянии, не спутает их потом; если не считать, однако, ее линейно-продолговатой коробочки, равной по длине чашечке,** то едва ли имеется еще хоть один единственный признак, с помощью которого она может быть точно определена. Зрелые коробочки, благодаря своей длине, отчетливо отличаются от коробочек баранчиков и первоцвета. Что касается плодовитости этих двух форм при соединении их четырьмя возможными способами, то они ведут себя, как и другие гетеростильные виды этого рода, но отличаются несколько (см. таблицы 8 и 12) меньшим процентом цветов, дающих коробочки при иллегитимном опылении. В том, что *P. elatior* не гибрид, можно быть уверенным, так как при легитимном соединении двух форм получается высокое среднее число семян — 47,1, а при иллегитимном — 35,5 семени на одну коробочку, в то время как из четырех возможных соединений (таблица 14) двух форм обыкновенного oxlip, который, как мы знаем, является гибридом, только одно дало некоторое количество семян,— но и в этом случае среднее число их было всего 11,6 на одну коробочку. Кроме того, в пыльниках короткостолбчатой *P. elatior* я не мог найти ни одного плохого пыльцевого зернышка, между тем как у двух короткостолбчатых экземпляров обыкновенного oxlip все зерна были плохие, а у третьего таковых было значительное большинство. Так как обыкновенный oxlip является гибридом между первоцветом и баранчиками, то неудивительно, что восемь длинностолбчатых цветов первоцвета, опыленных длинностолбчатым обыкновенным oxlip, дали восемь коробочек (таблица 18), содержавших, правда, только низкое среднее число семян, между тем как то же число цветов первоцвета, подобным же образом опыленное длинностолбчатым бардфильдским oxlip, дало одну единственную коробочку; последнее растение является совершенно отличным от первоцвета видом. Экземпляры *P. elatior* размножались семенами в одном саду в течение двадцати пяти лет и все это время оставались вполне константными, за исключением того, что иногда цветы варьировали немного в размерах и по окраске.*** Тем не менее, согласно м-ру Х. Ч. Уотсону и д-ру Бромфильду,**** иногда попадаются в естественной обстановке растения, у которых большинство признаков, отличающих этот вид от *P. veris* и *vulgaris*, отсутствует; но такие промежуточные формы, вероятно, обязаны своим существованием гибри-

* Для Англии см. Hewett C. Watson «Cybele Britannica», vol. II, 1849, p. 292. Для континента см. Lecoq, «Géographie Botanique de l'Europe», t. VIII, 1858, p. 142. Для Альп см. «Ann. and Mag. Nat. Hist.», vol. IX, 1842, pp. 156 и 515.

** Babington, «Manual of British Botany», 1851, p. 258.

*** См. Mr. H. Doubleday, «Gardeners' Chronicle», 1867, p. 435; также Mr. W. Marshall, ibid., p. 462.

**** «Phytologist», vol. I, p. 1001, и vol, III, p. 695.

дизации, так как Кернер указывает в цитированной выше работе, что иногда, хотя и редко, в Альпах образуются гибриды между *P. elatior* и *veris*.

Наконец, хотя мы охотно допускаем, что *Primula veris*, *vulgaris* и *elatior*, как и все другие виды этого рода, произошли от общей начальной формы, тем не менее, на основании приведенных выше фактов, мы должны признать, что эти три формы в настоящее время имеют такой же прочный характер, как и многие другие, всеми признаваемые за настоящие виды. Следовательно, они имеют такое же право получить самостоятельное видовое название, как, например, осел, квагга и зебра.

М-р Скотт получил интересные результаты, скрещивая другие гетеростильные виды Primula.* Я уже приводил его данные относительно того, что в четырех случаях (не касаясь других) один вид при скрещивании с отличным от него [видом] дал большее число семян, чем тот же вид, опыленный иллегитимно собственной пыльцой, хотя и взятой с другого экземпляра. Исследованиями Кёльрейтера и Гертнера давно установлено, что два вида при взаимном перекрестном опылении иногда отличаются очень сильно по плодовитости; так, А, опыленный пыльцой В, дает большое количество семян, между тем как В даже при повторном опылении его пыльцой А никогда не даст ни одного семени. Теперь м-р Скотт указывает ряд случаев, в которых этот закон сохраняет силу при реципрокном скрещивании двух гетеростильных видов Primula, или когда один из них скрещивается с гомостильным видом. Но результаты здесь значительно сложнее, чем с обыкновенными растениями, так как два гетеростильных диморфных вида могут быть перекрестно опылены восемью различными способами. Я приведу один пример м-ра Скотта. Длинностолбчатая *P. hirsuta*, опыленная легитимно и иллегитимно пыльцой двух форм *P. auricula*, и, обратно, длинностолбчатая *P. auricula*, опыленная легитимно и иллегитимно пыльцой двух форм *P. hirsuta*, не дали ни одного семени. Не дала их и короткостолбчатая *P. hirsuta* при легитимном и иллегитимном опылении пыльцой двух форм *P. auricula*. С другой стороны, короткостолбчатая *P. auricula*, опыленная пыльцой длинностолбчатой *P. hirsuta*, дала коробочки, содержавшие в среднем не менее 56 семян, а короткостолбчатая *P. auricula* при опылении пыльцой короткостолбчатой *P. hirsuta* дала коробочки, содержавшие в среднем 42 семени на коробочку.[38] Таким образом, из восьми возможных союзов между двумя формами этих двух видов, шесть оказались совершенно бесплодными и два довольно плодовитыми. Мы наблюдали такую же необычайную беспорядочность и в результатах моих двадцати различных скрещиваний (таблицы от 14 до 18) между двумя формами oxlip, первоцвета и баранчиков. М-р Скотт замечает по поводу результатов своих опытов, что они очень неожиданны, ибо они показывают нам, что «половые формы одного вида обнаруживают в своей индивидуальной способности к соединению с половыми формами другого вида физиологические особенности, которые хорошо могут быть использованы — по критерию плодовитости — для разграничения видов».

Наконец, хотя при легитимном скрещивании *P. veris* и *vulgaris* и особенно при таком же скрещивании их гибридного потомства с обоими родительскими видами они значительно более плодовиты, чем при

* «Journ. Linn Soc. Bot.», том VIII, 1864, от стр. 93 до конца.

иллегитимном скрещивании, и хотя легитимное скрещивание, осуществленное м-ром Скоттом между *P. auricula* и *hirsuta*, оказалось более плодовитым, — в отношении 56 к 42,— чем иллегитимное, тем не менее весьма сомнительно, вследствие крайней пестроты результатов, полученных м-ром Скоттом при других скрещиваниях гибридов, чтобы можно было предсказать, будут ли два гетеростильных вида в общем более плодовиты при легитимном скрещивании (т. е. когда соединяются противоположные формы), чем при иллегитимном.

Дополнительное замечание о некоторых диких гибридах Verbascum

В начале этой главы я отметил, что можно привести лишь незначительное число других случаев спонтанного образования гибрида в таком большом числе экземпляров и на такой большой площади, как [это имеет место в отношении] обыкновенного oxlip; возможно, однако, что число хорошо установленных случаев естественного возникновения гибридов их столь же велико. * Многочисленные спонтанные гибриды между различными видами Cistus, найденные около Нарбонна, тщательно описаны г. Тимбаль-Лагравом, ** а большое число гибридов между Aceras и Orchis наблюдалось д-ром Ведделем. *** Предполагается, что в роде Verbascum гибриды часто возникают **** в природе, некоторые [Verbascum] являются несомненными гибридами, и многие гибриды возникли в садах; однако большинство из этих случаев требует, ***** как замечает Гертнер, проверки. Поэтому следующий факт заслуживает опубликования, особенно потому, что два вида, о которых будет итти речь, *V. thapsus* и *lychnitis*, вполне плодовиты при исключении доступа насекомых, доказывая этим, что рыльце каждого цветка получает пыльцу своего же цветка. Кроме того, цветы предоставляют насекомым лишь пыльцу и не привлекают их выделением нектара.

Я пересадил молодое дикое растение в свой сад для опытов, и когда оно зацвело, то явно отличалось от двух вышеупомянутых видов и от третьего, росшего по соседству. Я подумал, что оно является какой-то необычайной разновидностью *V. thapsus*. Оно достигало высоты (по промерам) 8 футов! Оно было покрыто сеткой, и десять цветов было опылено пыльцой с того же самого растения; позже в то же лето сетка была снята и цветы свободно посещались пчелами, собиравшими пыльцу; тем не менее, хотя и образовалось много коробочек, ни одна из них не содержала ни одного семени. В следующем году это растение оставалось непокрытым рядом с *V. thapsus* и *lychnitis*, но и тогда оно не образовало ни одного семени. Однако четыре цветка, многократно опылявшиеся пыльцой *V. lychnitis* в то время, когда растение иногда помещалось под сетку, образовали четыре коробочки, которые содержали пять, одно, два и два семени; в то же время три цветка были опылены пыльцой *V. thapsus*, и они дали два, два и три семени. Чтобы показать, насколько непродуктивными были эти семь коробочек, я укажу, что хорошо развитая коробочка с экземпляра *V. thapsus*, росшего рядом, содержала свыше 700 семян. Эти факты заставили меня разыскать

* Max Wichura, «Die Bastardbefruchtung etc. der Weiden», 1865.
** «Mem. de l'Acad. des Sciences de Toulouse», 5 série, t. V, p. 28.
*** «Annales des Sc. Nat.», 3 série, Bot., t. XVIII, p. 6.
**** См., например, «English Flora», by Sir J. E. Smith, 1824, vol. I, p. 307.
***** См. Gärtner, «Bastarderzeugung», 1849, S. 590.

небольшое поле, с которого мое растение было взято, и я нашел на нем много экземпляров *V. thapsus* и *lychnitis*, а также тридцать три растения переходного между этими двумя видами характера. Эти тридцать три растения сильно отличались друг от друга. По ветвлению стебля они более походили на *V. lychnitis*, чем на *V. thapsus*, но по высоте походили на последний вид. По форме листьев они часто приближались к *V. lychnitis*, но некоторые из них имели очень шерстистые сверху и низбегающие листья, как у *V. thapsus*; однако степень шерстистости и низбегания не всегда совпадали. По плоским лепесткам, остающимся открытыми, и по способу прикрепления пыльников более длинных тычинок к нитям все эти растения более походили на *V. lychnitis*, чем на *V. thapsus*. Желтой окраской венчика все они походили на последний вид. В целом эти растения, казалось, больше взяли от *V. lychnitis*, чем от *V. thapsus*. При допущении, что они являются гибридами, не представляется аномальным то обстоятельство, что все они образовали желтые цветы, так как Гертнер скрещивал белые разновидности Verbascum с желтыми, и полученное таким образом потомство никогда не имело цветов промежуточной окраски, но всегда либо чисто белые, либо чисто желтые, чаще же последнего цвета. *

Мои наблюдения велись осенью, поэтому я имел возможность собрать несколько полузрелых коробочек с двадцати из тридцати трех переходных растений, а также коробочки чистых *V. lychnitis* и *thapsus*, росших на том же поле. Последние были наполнены нормальными, но незрелыми семенами, в то время как коробочки с двадцати промежуточных растений не содержали ни одного нормального семени. Эти растения, следовательно, были абсолютно бесплодны. На основании того факта, что растение, пересаженное в мой сад, после искусственного опыления пыльцой *V. lychnitis* и *thapsus* дало семена, хотя и крайне немногочисленные, а также того обстоятельства, что два чистых вида росли на том же поле, и, наконец, на основании переходного характера стерильных растений, не может быть сомнения в том, что растения эти являются гибридами. Судя по местообитаниям, на которых они по преимуществу встречались, я склонен думать, что они произошли от *V. thapsus*, в качестве семеносного, и *V. lychnitis*, в качестве пыльценосного вида.

Известно, что многие виды Verbascum при встряхивании стебля или при ударе по нему палкой сбрасывают свои цветы. ** Я неоднократно наблюдал это у *V. thapsus*. Сначала отделяется венчик от места своего прикрепления, а затем чашелистики самопроизвольно заворачиваются внутрь, так что они охватывают завязь, сталкивая при этом в течение двух или трех минут своим движением венчик. Ничего подобного не происходит в молодых, едва распустившихся цветах. У *Verbascum lychnitis*, и, как я думаю, у *V. phoeniceum* венчик не сбрасывается, как бы часто и сильно ни ударять стебель. В отношении этой своеобразной особенности вышеописанные гибриды вели себя как *V. thapsus*, так как я наблюдал, к моему удивлению, что когда я обрывал цветочные почки вокруг цветов, которые я хотел отметить ниточкой, легкий толчок неизбежно вызывал опадание венчиков.

* «Bastarderzeugung», S. 307.

** Это впервые наблюдалось Correa de Serra; см. Sir J. E. Smith. «English Flora», 1824, vol. I, p. 311; также «Life of Sir J. E. Smith», vol. II, p. 210. Мне были указаны эти ссылки препод. У. А. Лейтоном, который наблюдал это явление на *V. virgatum*.

Эти гибриды интересны со многих точек зрения. Во-первых, по количеству их в различных частях небольшого поля. Что они обязаны своим происхождением насекомым, летающим с цветка на цветок во время сбора пыльцы, не может быть сомнения. Несмотря на то, что насекомые похищают при этом у цветов крайне ценное вещество, они все-таки оказывают большую услугу, ибо, как я показал в другом месте, * сеянцы *V. thapsus*, выращенные из цветов, опыленных пыльцой другого экземпляра, являются более сильными, чем выращенные из самоопыленных цветов. Но в данном случае насекомые приносили большой вред, так как они вызывали появление совершенно бесплодных растений. Во-вторых, эти гибриды замечательны тем, что значительно отличаются друг от друга по целому ряду признаков, между тем как обычно гибриды первого поколения, если они происходят от некультурных растений, однообразны по своим признакам. Что эти гибриды принадлежат к первому поколению, можно утверждать с уверенностью на основании абсолютной стерильности как всех экземпляров, наблюдавшихся мною в естественном состоянии, так и по одному растению в моем саду; исключением являются [экземпляры], искусственно и повторно опыленные чистой пыльцой, но и тогда число образовавшихся семян было крайне ничтожным. Так как эти гибриды варьировали очень сильно, то легко можно было подобрать почти полный последовательный ряд форм, связывающий друг с другом два резко отличных родительских вида. Этот пример,— как и пример обыкновенного oxlip,— показывает, как должен быть осторожен ботаник при установлении видовой идентичности двух форм на основании наличия постепенных переходов; нелегко также во многих случаях, когда гибриды умеренно плодовиты, открыть слабую степень понижения плодовитости у таких растений, находящихся в природных условиях и легко опыляемых обоими родительскими видами. Наконец, в-третьих, эти гибриды представляют превосходную иллюстрацию к положению, высказанному таким изумительным наблюдателем, как Гертнер, а именно: хотя растения, легко скрещиваемые, обычно дают довольно плодовитое потомство, однако встречаются резко выраженные исключения из этого правила,— и здесь мы имеем два вида Verbascum, которые, очевидно, скрещиваются очень легко, но производят гибриды, исключительно стерильные.

* «Действие перекрестного опыления и самоопыления, 1876, стр. 89 [см. наст. издание, том VI].

ГЛАВА III

ГЕТЕРОСТИЛЬНЫЕ ДИМОРФНЫЕ РАСТЕНИЯ

(*Продолжение*)

Linum grandiflorum, длинностолбчатая форма совершенно стерильна при опылении пыльцой той же формы.— *Linum perenne*, закручивание пестиков только у одной длинностолбчатой формы.— Гомостильные виды Linum.— *Pulmonaria officinalis*, замечательная разница в плодовитости при самоопылении между английскими и германскими длинностолбчатыми растениями.— *Pulmonaria angustifolia* представляет собою самостоятельный вид; длинностолбчатая форма совершенно самостерильна.— *Polygonum fagopyrum*. — Различные другие гетеростильные роды.— Rubiaceae.— *Mitchella repens*, попарная плодовитость цветов.— Houstonia.— Faramea, замечательные различия пыльцевых зерен двух форм, закручивание тычинок только у одной короткостолбчатой формы; развитие еще неполное.— Гетеростильная структура во многих родах Rubiaceae не является следствием их общего происхождения.

Давно известно, * что некоторые виды Linum имеют две формы; заметив это явление у *L. flavum* более тридцати лет тому назад и установив природу гетеростилии у Primula, я занялся исследованием первого же попавшегося мне вида Linum, а именно красивого *L. grandiflorum*. Имеются две формы этого растения, встречающиеся почти одинаково часто. Они мало разнятся по строению, но очень сильно отличаются функционально. Листва, венчик, тычинки и зерна пыльцы (последние были исследованы как сухими, так и после вымачивания в воде) у обеих форм одинаковы (рис. 4). Разница заключается в пестике: столбики и рыльца у короткостолбчатой формы почти вдвое короче, чем у длинностолбчатой. Наиболее существенное же отличие заключается в том, что пять рылец короткостолбчатой формы, сильно расходясь друг с другом и просовываясь между нитями тычинок, располагаются, таким образом, внутри трубки венчика. У длинностолбчатой формы продолговатые рыльца стоят почти вертикально, чередуясь с пыльниками. Длина этих рылец значительно варьирует: их верхушки даже немного выступают над пыльниками, но иногда лишь немного превышают их середину. Несмотря на незначительность различий, отличить эти формы одну от другой не представляет никакого труда, потому что кроме различия, выражающегося в расхождении

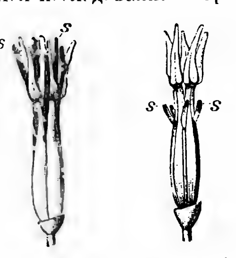


Рис. 4. *Linum grandiflorum*

* Тревиранус показал, что это именно так, в своем обзоре моей первоначальной статьи [о Linum, 1863 г.]. «Bot. Zeitung», 1863, S. 189.

рылец, последние у короткостолбчатой формы никогда не достигают даже основания пыльников. У этой формы сосочки на поверхности рылец короче, темнее и более скучены, чем у длинностолбчатой формы; однако последнее отличие, повидимому, связано исключительно с укорочением рыльца, так как у вариации длинностолбчатой формы с более короткими рыльцами сосочки более скучены и темнее, чем у таковых с более длинными рыльцами. Ввиду незначительности и изменчивости различий между двумя формами этого вида Linum, нет ничего удивительного, что они до сих пор просматривались.

В 1861 году у меня в саду было одиннадцать растений, из них восемь было длинностолбчатых и три короткостолбчатых. Два прекрасных длинностолбчатых экземпляра росли на грядке на расстоянии 100 ярдов от остальных и были отделены от них изгородью из вечнозеленых растений. Я отметил двенадцать цветов и перенес на их рыльца немного пыльцы с короткостолбчатых растений. Пыльца обеих форм, как сказано, по внешнему виду совершенно одинакова; рыльца длинностолбчатых цветов были уже густо покрыты своей собственной пыльцой,— настолько густо, что мне не удалось найти ни одного чистого рыльца, к тому же и время года было позднее, а именно — 15 сентября. Вообще, казалось почти ребячеством ожидать каких-либо результатов. Тем не менее, основываясь на своих опытах с примулой, я надеялся и, не колеблясь, произвел опыт, но, конечно, не ожидал того блестящего результата, который получился. Завязь у всех этих двенадцати цветов набухла и, в конечном счете, получилось шесть прекрасных коробочек (семена которых проросли на следующий год) и две недоразвитых; только четыре коробочки опали. В течение лета два эти же длинностолбчатых растения дали большое количество цветов, рыльца которых были покрыты их собственной пыльцой; но они оказались совершенно бесплодными, и их завязи даже не набухли.

Девять других растений — шесть длинностолбчатых и три короткостолбчатых — росли неподалеку на моем цветнике. Четыре из этих длинностолбчатых растений не образовали коробочек, пятое дало две, а последнее росло так близко от короткостолбчатого растения, что их ветви касались друг друга, и оно дало двенадцать коробочек, но они были недоразвиты. Этот случай отличался от таковогo с короткостолбчатыми растениями. Одно из них, росшее рядом с длинностолбчатым растением, образовало девяносто четыре не вполне плодовитых коробочки, содержавшие множество плохих семян и небольшое количество хороших. Два других короткостолбчатых растения, росшие вместе, были малы, так как были частично заглушены другими растениями; они росли не очень близко от какого-либо из длинностолбчатых растений, но тем не менее дали все вместе девятнадцать коробочек. Эти факты как будто показывают, что короткостолбчатые растения более плодовиты при опылении своей собственной пыльцой, чем длинностолбчатые, и мы сейчас увидим, что это, вероятно, так. Но я подозреваю, что разница в плодовитости двух форм была в этом случае отчасти результатом различных причин. Я многократно наблюдал цветы и всего лишь один раз видел на них шмеля, опустившегося на один момент и затем улетевшего. Если бы шмели посещали различные растения, то, без сомнения, четыре длинностолбчатых растения, не давшие ни одной коробочки, произвели бы их множество. Однако много раз я видел мелких Diptera, сосущих цветы, и хотя эти насекомые и не посещают цветов даже приблизительно с той регулярностью, как это делают

шмели, но они все-таки переносят немного пыльцы с одной формы на другую, особенно если последние растут близко друг от друга: при этом рыльца короткостолбчатых растений, расходящиеся внутри трубки венчика, лучше приспособлены к приему небольших количеств пыльцы, приносимых мелкими насекомыми, чем торчащие рыльца длинностолбчатых растений. Кроме того, ввиду численного превосходства в саду длинностолбчатых растений над короткостолбчатыми, последние скорее получали пыльцу длинностолбчатых, чем длинностолбчатые растения пыльцу короткостолбчатых.

В 1862 году я вырастил в парнике тридцать четыре экземпляра Linum, из которых семнадцать было длинностолбчатой и семнадцать короткостолбчатой формы. Семена, высеянные позже на цветнике, дали семнадцать [экземпляров] длинностолбчатой и двенадцать— короткостолбчатой формы. Эти факты подтверждают то положение, что обе формы образуются почти в одинаковых количествах. Тридцать четыре растения первой партии были покрыты сеткой, исключавшей доступ всех насекомых, за исключением таких мелких, как трипсы. Я опылил четырнадцать длинностолбчатых цветов легитимно пыльцой короткостолбчатых и получил одиннадцать хороших коробочек, которые содержали в среднем 8,6 семени в коробочке, но из них только 5,6 оказались нормальными. Пожалуй, стоит упомянуть, что десять семян были максимальной продукцией одной коробочки и что наш климат не может быть очень благоприятным для этого североафриканского растения. В трех случаях рыльца почти сотни цветов были иллегитимно опылены пыльцой той же формы, взятой с других растений, чтобы предотвратить, насколько возможно, дурное влияние слишком близкого интербридинга. Развилось также много других цветов, которые, как уже было указано, должны были получить массу своей собственной пыльцы; тем не менее, все эти цветы, произведенные семнадцатью длинностолбчатыми растениями, образовали всего лишь три коробочки. Одна из них не содержала семян, а две другие вместе дали только пять хороших семян. Вероятно, этот ничтожный продукт двух полуплодовитых коробочек с семнадцати растений, каждое из которых образовало самое меньшее пятьдесят или шестьдесят цветов, является результатом опыления их пыльцой короткостолбчатых растений с помощью трипсов, так как я допустил большую ошибку, поместив обе формы под одну сетку, причем ветви их часто переплетались, и удивительно, что не было опылено случайно еще большее число цветов.

Двенадцать короткостолбчатых цветов были в описываемом случае кастрированы и затем опылены легитимно пыльцой длинностолбчатой формы: они образовали семь прекрасных коробочек. Последние содержали в среднем по 7,6 семени, но хороших на вид семян было только по 4,3 на одну коробочку. В три различных срока около сотни цветов было опылено иллегитимно пыльцой той же формы, взятой с других растений; развилось также большое количество других цветов, многие из которых должны были получить свою собственную пыльцу. Из всех этих цветов на семнадцати короткостолбчатых растениях образовалось только пятнадцать коробочек, из которых лишь одиннадцать содержали некоторое количество хороших семян, в среднем по 4,2 на одну коробочку. Как это было отмечено в случае длинностолбчатых растений, даже некоторые из этих коробочек являлись, быть может, продуктом случайного падения на рыльце небольших количеств пыльцы с соседних цветов другой формы или переноса ее трипсами. Тем не менее,

короткостолбчатые растения, повидимому, несколько более плодовиты при опылении своей собственной пыльцой, чем длинностолбчатые, в отношении пятнадцати коробочек к трем; нельзя объяснить эту разницу тем, что короткостолбчатые рыльца более приспособлены к получению собственной пыльцы, чем длинностолбчатые, так как на самом деле имеет место обратное. Бо́льшая самоплодовитость короткостолбчатых цветов обнаружилась также в 1861 г. среди растений в моем цветнике, которые были предоставлены самим себе и только изредка посещались насекомыми.

Ввиду вероятности того, что некоторые цветы растений обеих форм, покрытые одной и той же сеткой, могли быть случайно опылены легитимно, относительная плодовитость двух легитимных и двух иллегитимных союзов не может быть установлена с достоверностью, но, судя по числу хороших семян на одну коробочку, разница выразится, по крайней мере, отношением 100 к 7, а, вероятно, она даже больше.

Гильдебранд проверил мои результаты, но только на единственном экземпляре короткостолбчатого растения, опылив много цветов пыльцой той же формы, и они не дали ни одного семени. Это подкрепляет мое подозрение, что некоторые из малочисленных коробочек, развившихся на вышеупомянутых семнадцати короткостолбчатых растениях, были продуктом случайного легитимного опыления. Другие цветы того же растения были опылены Гильдебрандом пыльцой длинностолбчатой формы, и все они дали плоды. *

Абсолютная стерильность (судя по опытам 1861 г.) длинностолбчатых растений при опылении их пыльцой той же формы побудила меня исследовать ее видимую причину, и полученные результаты настолько любопытны, что заслуживают детального описания. Эксперименты велись с растениями, росшими в горшках и последовательно вносившимися в дом.

Первый. Пыльца короткостолбчатого растения была помещена на пять рылец длинностолбчатого цветка, и через тридцать часов рыльца оказались глубоко пронизанными множеством пыльцевых трубочек, слишком многочисленных, чтобы их можно были подсчитать; рыльца при этом обесцветились и закрутились. Я повторил этот опыт на другом цветке и через восемнадцать часов рыльца были пронизаны массой длинных пыльцевых трубочек. Этого можно было ожидать, так как союз является легитимным. Был поставлен также и обратный опыт: пыльца длинностолбчатого цветка была помещена на рыльца короткостолбчатого цветка и через двадцать четыре часа рыльца обесцветились, закрутились и оказались пронизанными многочисленными пыльцевыми трубочками; этого опять-таки можно было ожидать, так как союз был легитимным.

Второй. Пыльца длинностолбчатого цветка была помещена на все пять рылец длинностолбчатого цветка другого растения; через девятнадцать часов были сделаны срезы через рыльца и [оказалось, что] только одно единственное зерно пыльцы выпустило трубочку и притом очень коротенькую. Чтобы быть уверенным, что пыльца была нормальной, я брал в этом случае, а также и в большинстве других случаев, пыльцу либо из того же пыльника, либо с того же самого цветка и убеждался в ее доброкачественности, помещая ее на рыльце короткостолбчатого растения, и обнаружил, что там были выпущены многочисленные пыльцевые трубочки.

* «Bot. Zeitung», Jan. 1, 1864, S. 2.

Третий. Я повторил последний опыт, поместив пыльцу той же формы на все пять рылец длинностолбчатого цветка; спустя девятнадцать с половиною часов ни одно пыльцевое зерно не выпустило трубочки

Четвертый. Я повторил опыт с тем же результатом спустя 24 часа.

Пятый. Я повторил последний опыт, и после того, как пыльца пролежала девятнадцать часов, я нанес дополнительное количество пыльцы той же формы на все пять рылец. Через 3 дня рыльца были исследованы, и вместо того, чтобы обесцветиться и закрутиться, они оказались торчащими и свежеокрашенными. Только одно зерно выпустило очень короткую трубочку, которая была без разрыва извлечена из ткани рыльца.

Следующие опыты еще более поразительны.

Шестой. Я нанес пыльцу той же формы на три рыльца длинностолбчатого цветка и пыльцу короткостолбчатого цветка на остальные два рыльца. Через двадцать два часа эти два рыльца обесцветились, слегка закрутились и оказались пронизанными трубочками многочисленных пыльцевых зерен; другие три рыльца, покрытые пыльцой той же формы, оставались свежими, а все зерна пыльцы — неприкрепленными; правда, я не делал среза через все рыльце.

Седьмой. Опыт был повторен тем же способом и с теми же результатами.

Восьмой. Опыт был повторен, но рыльца были тщательно исследованы уже через пять с половиною часов. Два рыльца с пыльцой с короткостолбчатого цветка были пронизаны бесчисленными трубочками, которые были еще коротки, сами же рыльца еще не обесцветились. Три рыльца, покрытые пыльцой той же формы, не были пронизаны ни одной пыльцевой трубочкой.

Девятый. Я нанес пыльцу короткостолбчатого цветка на одно длинностолбчатое рыльце и пыльцу собственной формы на другие четыре рыльца; через двадцать четыре часа первое рыльце несколько обесцветилось, закрутилось и оказалось пронизанным большим числом длинных трубочек, а другие четыре рыльца были совершенно прямы и свежи, но, разрезав их, я обнаружил, что три пыльцевых зерна выпустили очень короткие трубки в ткань.

Десятый. Я повторил опыт через двадцать четыре часа с тем же результатом, за исключением того, что только два зерна собственной формы проникли своими трубочками в ткань рыльца на очень небольшую глубину. Первое рыльце, глубоко пронизанное многочисленными трубочками короткостолбчатой пыльцы, сильно закрученное, наполовину сморщенное и обесцвеченное, представляло замечательный контраст по сравнению с другими четырьмя прямыми и яркорозовыми рыльцами.

Я мог бы привести еще другие опыты, но и приведенных уже вполне достаточно, чтобы показать, что зерна пыльцы короткостолбчатого цветка, помещенные на рыльце длинностолбчатого цветка, выпускают массу трубочек через промежуток времени от пяти до шести часов и проникают, в конце концов, в ткань на большую глубину, а через двадцать четыре часа пронизанные таким образом рыльца меняют окраску, закручиваются и оказываются наполовину сморщенными. С другой стороны, зерна пыльцы длинностолбчатого цветка, помещенные на его же рыльца, не выпускают трубочек по прошествии не только одних суток, но даже и трех дней, либо же самое большее три или четыре зернышка из огромного числа их выпускают трубочки, но последние, повидимому, никогда не проникают глубоко в ткань рыльца, сами же рыльца не скоро обесцвечиваются и закручиваются.

Это кажется мне замечательным физиологическим фактом. Зерна пыльцы двух форм неотличимы под микроскопом; рыльца различаются только по длине, степени расхождения, размерам, оттенку окраски и густоте сосочков; последнее различие изменчиво и, повидимому, зависит исключительно от степени удлинения рыльца. Однако мы ясно видим, что два типа пыльцы и два типа рылец очень различны по своим взаимным реакциям: рыльца каждой формы почти совершенно неактивны по отношению к своей собственной пыльце, но вызывают каким-то чудесным влиянием, видимо, путем простого контакта (так как я не мог обнаружить какой-либо клейкой секреции), выпускание трубочек у зерен пыльцы противоположной формы. Можно сказать, что два [типа] пыльцы и два [типа] рылец каким-то способом взаимно узнают друг друга. Взяв плодовитость в качестве критерия обособленности, не будет преувеличением сказать, что пыльца длинностолбчатого *Linum grandiflorum* (и, обратно, таковая же другой формы) дошла до такой степени дифференциации в отношении действия на рыльце той же формы, какая соответствует степени дифференциации между пыльцой и рыльцем видов, относящихся к разным родам.

Linum perenne. [39] —Этот вид явно гетеростилен, как было отмечено многими авторами. Пестик длинностолбчатой формы почти вдвое длиннее пестика короткостолбчатой. У последней рыльца меньше и так как они сильнее расходятся, то высовываются очень низко между тычиночными нитями. Я не мог обнаружить разницы между двумя формами в размерах сосочков на рыльцах. Только у длинностолбчатой формы поверхности рылец зрелого пестика заворачиваются таким образом, что оказываются обращенными к периферии цветка; но к этому пункту я сейчас вернусь. В отличие от *L. grandiflorum* тычинки длинностолбчатых цветов едва превышают половину длины тычинок короткостолбчатых. Размер зерен пыльцы изменчив; после некоторых сомнений, я пришел к заключению, что нет единообразной разницы между зернами двух форм. Длинные тычинки короткостолбчатой формы выступают на некоторую высоту над венчиком; нити их окрашены в голубой цвет, повидимому, оттого, что они выставлены на свет. Пыльники более длинных тычинок расположены на высоте нижней части рылец длинностолбчатых цветов, а пыльники коротких тычинок последних соответствуют точно так же по высоте рыльцам короткостолбчатых цветов.

Я вырастил из семян двадцать шесть растений, из которых двенадцать оказалось длинностолбчатых и четырнадцать короткостолбчатых. Они цвели хорошо, но были невелики. Так как я не ожидал, что они зацветут так скоро, то я не пересадил их, и, к несчастью, они росли, тесно переплетаясь ветвями. Все растения кроме [двух экземпляров], по одному от каждой формы, были покрыты одной сеткой. Двенадцать цветов длинностолбчатого растения были иллегитимно опылены пыльцой их собственной формы, взятой во всех случаях с других растений, но ни одно из них не образовало коробочки; двенадцать других цветов были легитимно опылены пыльцой короткостолбчатых цветов, они дали девять коробочек, каждая из которых в среднем заключала по 7 хороших семян; десять было вообще максимальным числом произведенных семян. Из цветов короткостолбчатых растений двенадцать были опылены иллегитимно пыльцой собственной формы, и они дали одну коробочку, содержавшую только 3 хороших семени; двенадцать других цветов были опылены иллегитимно пыльцой длинностолбчатых цветов и образовали девять коробочек, но одна из них была плохая;

восемь хороших коробочек содержали в среднем по 8 хороших семян каждая. Судя по числу семян на коробочку, плодовитость двух легитимных союзов относится к плодовитости двух иллегитимных, как 100 к 20.

Многочисленные цветы на одиннадцати длинностолбчатых растениях под сеткой, которые не опылялись, образовали только три коробочки, заключавшие 8, 4 и 1 хорошее семя. Не были ли эти три коробочки продуктом случайного легитимного опыления вследствие того, что ветви растений двух форм переплетались, я не берусь решить. Единственное длинностолбчатое растение, оставленное непокрытым и росшее рядом с непокрытым же короткостолбчатым растением, образовало пять хороших коробочек, но это было слабое, маленькое растение.

Цветы, развившиеся на тринадцати короткостолбчатых растениях под сеткой, которые не опылялись, [тем не менее] образовали двенадцать коробочек, содержавших в среднем по 5,6 семени. Так как некоторые из этих коробочек были очень хороши и так как пять из них развились на одной ветке, то я подозреваю, что какие-то мелкие насекомые случайно проникли под сетку и перенесли пыльцу с другой формы на цветы, произведшие эту небольшую группу коробочек. Одно непокрытое короткостолбчатое растение, росшее рядом с непокрытым длинностолбчатым растением, дало двенадцать коробочек.

На основании этих фактов, мы имеем некоторое право думать, что, как и в случае с *L. grandiflorum*, короткостолбчатые растения хотя и в слабой степени, но более плодовиты при опылении собственной пыльцой, чем длинностолбчатые растения. Во всяком случае мы имеем самое очевидное доказательство того, что рыльца каждой формы требуют для полной плодовитости, чтобы на них была перенесена пыльца тычинок соответствующей длины, которые принадлежат к другой форме.

Гильдебранд в уже цитированной работе подтверждает мои результаты. Он поместил короткостолбчатое растение у себя дома и опылил около 20 цветов их собственной пыльцой и около 30 пыльцой другого растения, относящегося к той же форме; эти 50 цветов не завязали ни одной коробочки. С другой стороны, он опылил около 30 цветов пыльцой длинностолбчатой формы, и они, за исключением двух, принесли коробочки, содержавшие хорошие семена.

Замечательно, что в противоположность тому, что наблюдалось у *L. grandiflorum*, зерна пыльцы обеих форм *L. perenne*, помещенные на рыльца своей же формы, выпускают трубочки, хотя этот процесс и не ведет к образованию семян. Через восемнадцать часов трубочки проникли в ткань рыльца, но я не установил, до какой глубины. В этом случае импотенция пыльцевых зерен на их собственных рыльцах является следствием либо того, что трубочки не доходят до семяпочек, либо же того, что они, достигнув последних, оказываются недеятельными.

Экземпляры как *L. perenne*, так и *grandiflorum* росли, как уже было указано, переплетаясь своими ветвями, и цветы обеих форм были тесно сближены; они были покрыты довольно грубой сеткой, сквозь которую проходил ветер, если он был достаточно силен; не могли, конечно, быть исключены такие мелкие насекомые, как трипсы; однако мы видели, что наибольшее количество случайных опылений семнадцати длинностолбчатых растений в одном случае и одиннадцати

длинностолбчатых растений — в другом свелось в каждом из случаев к образованию трех бедных семенами коробочек, так что, если соответствующие насекомые исключаются, ветер едва ли может как-либо содействовать переносу пыльцы с одного растения на другое. Я ссылаюсь на этот факт потому, что часто ботаники, говоря об опылении различных цветов, приводят ветер или насекомых, словно бы эта альтернатива была совершенно равнозначаща. Эта точка зрения, согласно моему опыту, совершенно ошибочна. Если ветер является агентом по переносу пыльцы с одного пола на другой или с одного гермафродита на другой, то мы можем обнаружить структуры, совершенно ясно приспособленные к его действию, точно так же, как и к насекомым, если последние являются переносчиками. Приспособления к переносу ветром мы усматриваем в рассыпчатости пыльцы, в образовании ее в необычайно больших количествах (как у Coniferae, шпината и т. п.), в качающихся пыльниках, хорошо приспособленных к вытряхиванию пыльцы, в отсутствии или малых размерах околоцветника, в высовывании рылец в период опыления, в развитии цветов раньше, чем они могут быть скрыты листьями, и в рыльцах, опушенных или перистых (как у Gramineae, щавеля и др.), благодаря чему обеспечивается удержание случайно принесенных ветром зерен пыльцы. У растений, которые опыляются ветром, цветы не выделяют нектара, их пыльца слишком рассыпчата для того, чтобы быть легко собранной насекомыми; они не имеют ярко окрашенного венчика, служащего гидом, и они, насколько мне приходилось видеть, не посещаются насекомыми. Если насекомые являются агентами опыления (и это несравненно чаще у гермафродитных растений), ветер не играет роли, но мы видим бесконечное число приспособлений, обеспечивающих надежный перенос пыльцы живыми работниками. Эти приспособления легче всего обнаруживаются на неправильных цветах; но они существуют и в правильных цветах, хорошим примером которых являются цветы Linum, как я попытаюсь сейчас показать.

Я уже упоминал о вращении каждого отдельного рыльца у длинностолбчатой формы *Linum perenne*. У обеих форм других гетеростильных видов и у гомостильных видов Linum, которые мне приходилось видеть, поверхности рылец обращены к центру цветка, а бороздчатые задние стороны рылец, к которым прикрепляются столбики, обращены наружу. Так же расположены и рыльца длинностолбчатых цветов *L. perenne*, пока они находятся в почке. Но ко времени раскрывания цветов пять рылец поворачиваются кругом, так что оказываются обращенными наружу, вследствие закручивания части столбика, расположенной под рыльцем. Я должен отметить, что не всегда все пять рылец поворачиваются полностью, два или три из них иногда обращены наружу лишь боком. Мои наблюдения велись в течение октября, и возможно, что в более раннее время года вращение является более полным, так как после двух или трех холодных и сырых дней движения стали выполняться очень несовершенно. Цветы должны изучаться вскоре после их распускания, так как они недолговечны; как только они начинают увядать, столбики все спирально закручиваются, и первоначальное расположение частей, таким образом, утрачивается.

Тот, кто захочет сравнить структуру цветка обеих форм *L. perenne* и *grandiflorum* и, я могу еще добавить, *L. flavum*, не будет сомневаться относительно значения этого закручивания столбиков только у одной формы *L. perenne*. так же как и относительно значения расхождения ры-

лец короткостолбчатой формы у всех трех видов. Абсолютно необходимо, как мы знаем, чтобы насекомые перенесли пыльцу с цветов одной формы на другую и обратно. Насекомые привлекаются пятью каплями нектара, выделяемыми наружу у основания тычинок; поэтому, чтобы добраться до этих капель, они должны ввести свои хоботки снаружи кольца широких тычиночных нитей, между последними и лепестками. У короткостолбчатой формы вышеназванных трех видов рыльца обращены к оси цветка, и если бы столбики сохранили свое первоначальное вертикальное и центральное положение, то рыльца не только бы подставили свои спинки насекомым, сосущим на цветке, но и их передние воспринимающие поверхности были бы отделены от входящих [в цветок] насекомых кольцом широких тычиночных нитей и никогда бы не получили пыльцы. На самом деле, столбики расходятся и выступают между тычиночными нитями наружу. После этого движения короткие рыльца оказываются внутри трубки венчика, и их покрытые сосочками поверхности, обращенные вверх, неизбежно мажутся каждым входящим насекомым и таким образом получают необходимую пыльцу.

У длинностолбчатой формы *L. grandiflorum* почти параллельные или слабо расходящиеся пыльники и рыльца несколько выдаются над трубкой слегка вогнутого цветка; они стоят прямо над открытой полостью, ведущей к каплям нектара. Если, следовательно, насекомые посещают цветы одной из двух форм (так как тычинки у этого вида занимают одинаковое положение у обеих форм), то их лоб или их хоботок покрывается слипшейся пыльцой. При посещении цветов длинностолбчатой формы они неизбежно оставят пыльцу на соответствующей поверхности продолговатых рылец, а при посещении короткостолбчатых цветов они оставят пыльцу на обращенных вверх поверхностях рылец. Таким образом, рыльца обеих форм получают безразлично пыльцу обеих форм, но мы знаем, что только пыльца противоположной формы производит оплодотворение.

У *L. perenne* все устроено более совершенно, так как тычинки у двух форм стоят на разной высоте, так что пыльца из пыльников более длинных тычинок пристает к одной части тела насекомого и позже счищается шероховатым рыльцем более длинных пестиков, между тем как пыльца из пыльников более коротких тычинок пристает к другой части тела насекомого и счищается впоследствии рыльцами более коротких пестиков, а это именно то. что необходимо для легитимного опыления обеих форм. Венчик *L. perenne* шире, чем венчик *L. grandiflorum*, а рыльца длинностолбчатой формы, как и тычинки обеих форм, не расходятся сильно друг от друга. Поэтому, насекомые, особенно мелкие, не вводят своих хоботков между рыльцами длинностолбчатой формы или между пыльниками обеих форм (рис. 5), а ударяются в них почти под прямым углом задней частью головы или тораксом. Если бы в длинностолбчатых цветах каждое рыльце не поворачивалось вокруг своей оси, то насекомые при посещении их натыкались бы своими головами на заднюю сторону рылец; однако при настоящем расположении, они натыкаются на поверхность, покрытую сосочками, как раз своими головами, нагруженными пыльцой с тычинок соответствующей высоты в цветах другой формы, так что этим обеспечивается легитимное опыление.

Таким образом мы можем понять значение закручивания столбиков у одних только длинностолбчатых цветов, равно как и их расхождение у короткостолбчатых цветов.

Еще один пункт заслуживает внимания. В ботанических работах указывается, что многие цветы опыляются в бутонах. Это утверждение основывается, насколько я мог установить, большей частью на том, что пыльники лопаются в почке; не приводится никакого доказательства тому, что рыльце к этому периоду уже созревает или что на него не действует позже пыльца, приносимая с других цветов. Что касается *Cephalanthera grandiflora*, то я показал,* что раннее частичное самоопыление с последующим полным опылением является здесь обычным ходом вещей. Уверенность в том, что цветы многих растений опыляются в бутонах, т. е. что они постоянно самоопыляются, является весьма

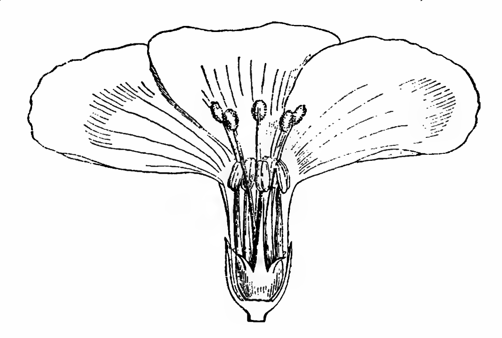


Рис. 5. Длинностолбчатая форма *L. perenne*, var. *Austriacum*, в ее ранней стадии, до вращения рылец. Лепестки и чашечка со стороны, обращенной к читателю, удалены **

существенным препятствием к пониманию их действительной структуры. Я далек, однако, от того, чтобы утверждать, что некоторые цветы в известные годы не могут опыляться в бутонах; ибо я имею основание думать, что это имеет место. Хороший наблюдатель,*** основывающий свое убеждение на обычных доказательствах, указывает, что у *Linum Austriacum* (который гетеростилен и рассматривается Планшоном, как разновидность *L. perenne*) [40] пыльники раскрываются вечером перед распусканием цветов и что рыльца при этом почти всегда опыляются. Однако поскольку дело идет об опылении *Linum perenne* его собственной пыльцой в почке, мы в настоящее время определенно знаем, что его собственная пыльца столь же бездейственна на его рыльце, как такое же количество неорганической пыли.

Linum flavum. — Пестик длинностолбчатой формы этого вида почти вдвое длиннее пестика короткостолбчатой формы, рыльца длиннее и сосочки грубее. У короткостолбчатой формы рыльца расходятся и выходят между тычиночными нитями, как и у предыдущего вида.

* «Опыление орхидей», 2 изд., стр. 184, 1877. [См. наст. издание, том VI].

** Я упустил заказать рисунки со свежих цветов обеих форм. Но м-р Фитч сделал этот рисунок длинностолбчатого цветка по сухим экземплярам и по опубликованным уже рисункам. Его хорошо известный талант обеспечивает точность в воспроизведении относительных размеров частей.

*** «Etudes sur la Géogr. Bot.», H. Lecoq, 1856, t. V. p. 325.

Тычинки двух форм различаются по длине, и, что удивительно, пыльники более длинных тычинок не так длинны, как пыльники другой формы, так что у короткостолбчатой формы и рыльца и пыльники короче, чем у длинностолбчатой. Зерна пыльцы двух форм не отличаются по размерам. Так как это растение размножается отводками, то обычно все растения в каком-либо саду принадлежат к одной и той же форме. Я наводил справки, но никогда не слыхал о его плодоношении в нашей стране. Мои собственные растения определенно никогда не произвели ни одного семени, пока я обладал только одной из двух форм. После продолжительных поисков я добыл обе формы, но за недостатком времени было проделано только небольшое число опытов. Два растения двух форм были посажены на некотором расстоянии друг от друга в моем саду и не были покрыты сеткой. Три цветка на длинностолбчатом растении были легитимно опылены пыльцой короткостолбчатого растения, и одно из них дало хорошую коробочку. Других коробочек на этом растении не образовалось. Три цветка на короткостолбчатом растении были легитимно опылены пыльцой длинностолбчатого, и все они образовали коробочки, содержавшие соответственно не менее 8, 9 и 10 семян. Три других цветка на этом растении, которые не были искусственно опылены, образовали коробочки, содержавшие 5, 1 и 5 семян, и весьма возможно, что пыльца, была перенесена на них насекомыми с длинностолбчатого растения, растущего в том же саду. Тем не менее, так как они не образовали даже половинного числа семян по сравнению с другими цветами на том же растении, искусственно и легитимно опыленными, и так как короткостолбчатые растения двух предыдущих видов очевидно обнаружили некоторую небольшую способность к опылению пыльцой своей собственной формы, то эти три коробочки могли быть продуктом самоопыления.

Кроме трех описанных видов несомненно гетеростилен желтоцветущий *L. corymbiferum*, а также, согласно Планшону, * *L. salsoloides*. Это единственный ботаник, пришедший как будто к заключению, что гетеростилия может иметь важное функциональное значение. Д-р Алефельд, специально занимавшийся изучением рода Linum, говорит, ** что около половины из шестидесяти пяти известных ему видов гетеростильны. Это же относится и к *L. trigynum*, настолько отличающемуся от остальных видов, что он выделил его в самостоятельный род. *** По данным этого автора, ни один из видов, обитающих в Америке и на Мысе Доброй Надежды, не гетеростилен.

Я исследовал только три гомостильных вида, а именно *L. usitatissimum*, *angustifolium* и *catharticum*. Я вырастил 111 растений одной из разновидностей первого вида, и они, защищенные сеткой, все образовали массу семян. Цветы, по Г. Мюллеру, **** посещаются шмелями и ночными бабочками. По отношению к *L. catharticum* тот же автор указывает, что цветы его так устроены, что они легко могут самоопыляться; но при посещении насекомыми они могут опыляться перекрестно. Он, правда, только однажды видел посещение его цветов днем.

* Hooker's «London Journal of Botany», 1848, vol. VII, p. 174.

** «Bot. Zeitung», Sept. 18, 1863, S. 281.

*** Не исключена возможность, что близкий род Hugonia также гетеростилен, потому что про один из видов сказано у Планшона (Hooker's «London Journal of Botany», 1848, vol. VII, p. 525), что он снабжен «staminibus exsertis», другой — «stylis staminibus longioribus», и еще другой имеет «stamina 5, majora, stylos longe superantia». [41]

**** «Die Befruchtung der Blumen» etc., S. 168.

но можно предполагать, что они посещаются ночью маленькими ночными бабочками ради выделяемых пяти крошечных капель нектара. Наконец, *L. Lewisii*, по Планшону, развивает на одном и том же растении одни цветы с тычинками и пестиками одинаковой высоты, и другие с пестиками либо более длинными, либо более короткими, чем тычинки. Этот случай сначала казался мне необычайным, но теперь я склонен думать, что это просто одно из проявлений большой изменчивости. *

Pulmonaria (*Boragineae*) [42]

Pulmonaria officinalis. — Гильдебранд опубликовал ** полное описание этого гетеростильного растения. Пестик у длинностолбчатой формы вдвое длиннее, чем у короткостолбчатой, а тычинки отличаются друг от друга соответствующим образом, но в обратном отношении. Нет заметной разницы в форме и характере поверхности рылец двух форм. Зерна пыльцы короткостолбчатой формы относятся к таковым длинностолбчатой по длине как 9 к 7, или 100 к 78, а по ширине как 7 к 6. Они не отличаются друг от друга по виду их содержимого. Венчик одной формы отличается по виду от венчика другой почти так же, как и у Primula, но, помимо этой разницы, короткостолбчатые цветы в общем крупнее. Гильдебранд собрал в Зибенгебирге [43] десять диких длинностолбчатых и десять короткостолбчатых растений. Первые несли 289 цветов, из которых 186 (т. е. 64%) дали плоды, содержавшие в среднем по 1,88 семени на один плод. Десять короткостолбчатых растений несли 373 цветка, из которых 262 (т. е. 70%) образовали плоды, содержавшие в среднем по 1,86 семени на один плод. Таким образом, короткостолбчатые растения принесли больше цветов, и последние дали несколько больший процент плодов, но сами плоды содержали несколько меньшее среднее число семян, чем длинностолбчатые растения. Результаты опытов Гильдебранда по плодовитости двух форм даны в следующей таблице:

ТАБЛИЦА 19

Pulmonaria officinalis (по Гильдебранду)

Тип союза	Число опыленных цветов	Число образовавшихся плодов	Среднее число семян в одном плоде
Длинностолбчатые цветы, опыленные пыльцой короткостолбчатых. Легитимный союз.	14	10	1,30
Длинностолбчатые цветы, из которых 14 опылены собственной пыльцой и 16 — пыльцой другого растения той же формы. Иллегитимный союз.	30	0	0

* Planchon в Hooker's «London Journal of Botany», 1848, vol. VII, p. 175. См. об этом предмете Asa Gray в «American Journal of Science», vol. XXXVI, Sept. 1863, p. 284.

** «Bot. Zeitung». 1865. Jan. 13. S. 13.

ТАБЛИЦА 19

Pulmonaria officinalis

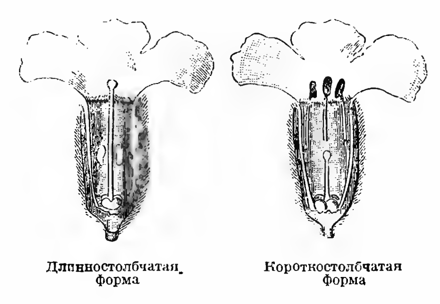
(Продолжение)

Тип союза	Число опыленных цветов	Число образовавшихся плодов	Среднее число семян в одном плоде
Короткостолбчатые цветы, опыленные пыльцой длинностолбчатых. Легитимный союз.	16	14	1,57
Короткостолбчатые цветы, из которых 11 опылены собственной пыльцой и 14 — пыльцой другого растения той же формы. Иллегитимный союз.	25	0	0

Летом 1864 г., еще до того, как я познакомился с опытами Гильдебранда, я отметил несколько длинностолбчатых растений этого вида (определенных для меня д-ром Гукером), которые изолированно росли в одном саду в Сёррее, и, к моему удивлению, около половины цветов завязало плоды, большинство из которых содержало 2 и один даже 3 семени. Эти семена были высеяны в моем саду, и из них выросло 11 сеянцев, которые все оказались длинностолбчатыми, согласно обычному правилу в таких случаях. Два года спустя растения были оставлены непокрытыми, никакое другое растение того же рода не росло в моем саду, и цветы посещались многими пчелами. Они дали массу семян; так, например, я собрал с одного растения немного менее половины принесенных им семян, и их число равнялось 47. Таким образом, это иллегитимно опыленное растение принесло около 100 семян, т. е. втрое больше, чем дикое длинностолбчатое растение, найденное в Зибенгебирге Гильдебрандом, и опыленное, без сомнения, легитимно. В следующем году одно из моих растений было покрыто сеткой, и даже в этих неблагоприятных условиях оно образовало спонтанно небольшое число семян. Необходимо обратить внимание на то, что цветы расположены почти горизонтально или довольно сильно свешиваются вниз, вследствие чего пыльца коротких тычинок легко падает на рыльца. Таким образом, мы видим, что английские длинностолбчатые растения, иллегитимно опыленные, очень плодовиты, в то время как немецкие растения, таким же образом опыленные Гильдебрандом, совершенно стерильны. Как объяснить это разногласие в наших результатах, я не знаю. Гильдебранд культивировал свои растения в горшках и вносил их на время в дом, в то время как мои росли на открытом воздухе, и он думает, что эта разница в условиях культуры могла вызвать разницу в наших результатах. Мне это кажется далеко не достаточной причиной, хотя его растения и были лишь немного менее продуктивны, чем дикие, растущие в Зибенгебирге. Мои растения не обнаруживали никакой тенденции к равностолбчатости и к утрате свойственной им длинностолбчатости, как это нередко происходит в культуре со многими гетеростильными видами Primula; но кажется, что они были сильно расстроены функционально вследствие длительной культуры или какой-то другой причины. Мы увидим в одной из следующих глав, что

гетеростильные растения, иллегитимно опыляемые на протяжении ряда последовательных поколений, иногда становятся более самоплодовитыми, и это могло иметь место с моей линией данного вида Pulmonaria; но в таком случае мы должны допустить, что длинностолбчатые растения были сначала достаточно плодовиты, чтобы принести несколько семян, а не абсолютно самостерильными подобно немецким растениям.

Pulmonaria angustifolia. — Сеянцы этого вида, выращенные из семян растений, росших дико на острове Уайт, были определены для меня д-ром Гукером. Он настолько близок к предыдущему виду, отличаясь от него, главным образом, по форме и пятнистости листьев, что они оба принимались многими выдающимися ботаниками, например Бентамом, лишь за разновидности. Но как мы сейчас увидим, можно привести основательные доказательства в пользу того, чтобы считать их самостоятельными видами. Вследствие сомнений относительно этого пункта, я подвергнул испытанию их способность к взаимному опылению. Двенадцать



Длинностолбчатая форма — Короткостолбчатая форма

Рис. 6. *Pulmonaria angustifolia*

короткостолбчатых цветов *P. angustifolia* были легитимно опылены пыльцой длинностолбчатых растений *P. officinalis* (которая, как мы только что видели, умеренно самоплодовита), но они не образовали ни одного плода. Тридцать шесть длинностолбчатых цветов *P. angustifolia* были также иллегитимно опыляемы в течение двух лет пыльцой длинностолбчатой *P. officinalis*, но все эти цветы опали неоплодотворенными. Если бы растения были простыми разновидностями одного и того же вида, то иллегитимное скрещивание дало бы, вероятно, некоторое количество семян, судя по моему успеху в иллегитимном опылении длинностолбчатых цветов *P. officinalis*, а двенадцать легитимных скрещиваний, вместо того чтобы не дать ни одного плода, должны были бы образовать значительное количество их, а именно около девяти, судя по результатам, приведенным в следующей таблице (20). Следовательно, *P. officinalis* и *angustifolia* являются хорошими обособленными видами, в полном согласии с другими важными функциональными различиями между ними, к описанию которых мы непосредственно и переходим.

Длинностолбчатые и короткостолбчатые цветы *P. angustifolia* отличаются друг от друга по строению приблизительно так же, как и цветы *P. officinalis*. Но на прилагаемом рисунке упущено слабое расширение венчика длинностолбчатой формы в месте расположения пыльников.

Мой сын Уильям, изучивший большое количество диких растений на острове Уайт, установил, что венчик, хотя он и изменчив по размерам, обычно крупнее у длинностолбчатых цветов, чем у короткостолбчатых, и действительно самый большой венчик был найден на длинностолбчатом растении, а самый маленький на короткостолбчатом. Как раз обратное наблюдается, по Гильдебранду, у *P. officinalis*. Как пестики, так и тычинки *P. angustifolia* сильно варьируют по длине; так, у короткостолбчатой формы расстояние между рыльцами и пыльниками вариирует от 119 до 65 делений микрометра, а у длинностолбчатой формы от 115 до 112. Среднее — из семи измерений для каждой формы — расстояние между этими двумя органами у длинностолбчатого растения относится к среднему расстоянию у короткостолбчатого, как 100 к 69, так что рыльце одной формы не находится на одном уровне с пыльниками другой. Длинностолбчатый пестик иногда втрое длиннее короткостолбчатого, но в среднем — из десяти измерений для каждого — его длина относилась к длине короткостолбчатого, как 100 к 56. Хотя расчленение рыльца на лопасти и выражено слабо, но оно вариирует в большей или меньшей степени. Пыльники также сильно вариируют по длине у обеих форм, но сильнее у длинностолбчатой, чем у короткостолбчатой формы; длина многих пыльников первой формы вариирует от 80 до 63 делений микрометра, а второй — от 80 до 70. Средняя длина — из семи измерений — пыльников короткостолбчатой формы относится к средней длине длинностолбчатой, как 100 к 91. Наконец, зерна пыльцы длинностолбчатых цветов вариируют от 13 до 11,5 делений микрометра, а короткостолбчатых от 15 до 13. Средний диаметр 25 зерен последней, т. е. короткостолбчатой, формы относится к таковому 20 зерен длинностолбчатой, как 100 к 91. Мы видим таким образом, что зерна пыльцы меньших пыльников коротких тычинок длинностолбчатой формы, как и обычно, меньше зерен пыльцы другой формы. Но замечательно, что [у них] оказался больший процент мелких, сморщенных и негодных зерен. В этом можно убедиться путем простого сравнения содержимого пыльников нескольких растений каждой формы. Однако в одном случае мой сын установил путем подсчета, что из 193 зерен длинностолбчатого цветка 53, т. е. 27%, было негодных, в то время как из 265 зерен пыльцы короткостолбчатого цветка только 18, т. е. 7%, было негодных. По состоянию пыльцы длинностолбчатой формы и на основании крайней изменчивости всех органов обеих форм, мы можем, повидимому, предположить, что растение изменяется и имеет тенденцию стать двудомным.

Мой сын собрал за два раза на острове Уайт 202 растения, из которых 125 было длинностолбчатых и 77 короткостолбчатых, так что первые были более многочисленны. С другой стороны, из 18 растений, выращенных мною из семян, только 4 было длинностолбчатых, а 14 короткостолбчатых. Моему сыну казалось, что короткостолбчатые растения приносят большее число цветов, чем длинностолбчатые; он пришел к этому выводу до того, как подобное утверждение было опубликовано Гильдебрандом относительно. *P. officinalis*. Мой сын собрал десять веток с десяти различных растений обеих форм и нашел, что число цветов у обеих форм относится, как 100 к 89, причем 190 было короткостолбчатых и 169 длинностолбчатых. У *P. officinalis*, по Гильдебранду, разница еще больше, а именно: на 100 цветов короткостолбчатых приходится 77 длинностолбчатых. Следующая таблица показывает результаты моих опытов:

ТАБЛИЦА 20

Pulmonaria angustifolia

Тип союза	Число опыленных цветов	Число образовавшихся плодов	Среднее число семян в плоде
Длинностолбчатые цветы, опыленные пыльцой короткостолбчатых. Легитимный союз.	18	9	2,11
Длинностолбчатые цветы, опыленные пыльцой той же формы. Иллегитимный союз.	18	0	0
Короткостолбчатые цветы, опыленные пыльцой длинностолбчатых. Легитимный союз.	18	15	2,60
Короткостолбчатые цветы, опыленные пыльцой той же формы. Иллегитимный союз.	12	7	1,86

Мы видим из этой таблицы, что отношение плодовитости двух легитимных союзов к плодовитости двух иллегитимных равно 100 к 35, судя по проценту цветов, давших плоды, и 100 к 32, судя по среднему числу семян в плоде. Но малое число плодов, образовавшихся из 18 длинностолбчатых цветов в первой строчке, вероятно, случайно, а если так, то разница в процентном отношении между легитимно и иллегитимно опыленными цветами, давшими плоды, в действительности больше, чем та, которую представляет отношение 100 к 35. 18 длинностолбчатых цветов, иллегитимно опыленных, не дали семян и даже никаких намеков на них. Два длинностолбчатых растения, которые были помещены под сетку, дали 138 цветов, кроме тех, которые были искусственно опылены, и ни один их них не завязал плода; не дало также плодов несколько растений той же формы, которые были покрыты сеткой в следующее лето. Два других длинностолбчатых растения были оставлены неприкрытыми (но уже до этого все короткостолбчатые растения были прикрыты), и шмели, у которых лбы были белы от пыльцы, непрестанно посещали эти цветы, так что их рыльца должны были получать пыльцу в изобилии, и тем не менее эти цветы не образовали ни одного плода. Из этого мы можем заключить, что длинностолбчатые растения абсолютно бесплодны при опылении пыльцой той же формы, хотя бы и принесенной с другого растения. В этом отношении они сильно отличаются от длинностолбчатых английских экземпляров *P. officinalis*, которые, как я установил, умеренно самоплодовиты; но они сходятся в своем поведении с немецкими экземплярами *P. officinalis*, с которыми экспериментировал Гильдебранд.

Восемнадцать короткостолбчатых легитимно опыленных цветов принесли, как можно видеть из таблицы 20, 15 плодов, каждый из которых содержал в среднем 2,6 семени. Четыре из этих плодов содержали наивысшее возможное число семян, а именно 4, а четыре других плода содержало по 3 семени. 12 иллегитимно опыленных короткостолбчатых

цветов принесли 7 плодов, содержавших в среднем по 1,86 семени, и один из этих плодов содержал максимальное число — 4 семени. Этот результат очень удивителен по сравнению с абсолютным бесплодием длинностолбчатых цветов при иллегитимном опылении, и это побудило меня тщательно изучить степень самоплодовитости короткостолбчатых растений. Одно растение, принадлежащее к этой форме, было покрыто сеткой; оно образовало 28 цветов, кроме тех, которые были искусственно опылены, и из всех этих цветов только два дали плоды, содержавшие каждый по одному семени. Эта высокая степень самостерильности, без сомнения, зависела просто от того, что рыльца совсем не получили пыльцы или получили ее в недостаточном количестве. Ибо после того, как все длинностолбчатые растения в моем саду были тщательно прикрыты [сеткой], несколько короткостолбчатых растений были оставлены открытыми для посещения их шмелями, и их рыльца, благодаря этому, получили большое количество короткостолбчатой пыльцы; и вот, около половины цветов, опыленных таким образом иллегитимно, образовало плоды. Я сужу об этом соотношении частью на-глаз, частью же на основании исследования трех больших веток, несших 31 цветок, — последние дали 16 плодов. Из образовавшихся плодов 233 было собрано (многие остались несобранными), и они содержали в среднем по 1,82 семени. Не менее 16 из этих 233 плодов содержали высшее возможное число семян, а именно 4, а 31 содержали по 3 семени. Итак, мы видим, насколько высоко продуктивны эти короткостолбчатые растения при иллегитимном опылении их пыльцой той же формы при помощи шмелей.

Большая разница в плодовитости длинно- и короткостолбчатых цветов, при иллегитимном опылении тех и других, является единственным случаем, наблюдавшимся мною среди гетеростильных растений. Длинностолбчатые цветы при таком опылении совершенно бесплодны, в то время как около половины короткостолбчатых образует коробочки, и последние содержат немного более двух третей числа семян, приносимых ими при легитимном опылении. Стерильность иллегитимно опыленных длинностолбчатых цветов, вероятно, усиливается вследствие полуразрушенного состояния их пыльцы, и тем не менее эта пыльца весьма действенна на рыльцах короткостолбчатых цветов. У многих видов Primula короткостолбчатые цветы были гораздо более стерильны, чем длинностолбчатые, при иллегитимном опылении тех и других, и заманчиво допустить, что, как уже было отмечено, эта большая стерильность короткостолбчатых цветов представляет собою специальное приспособление, препятствующее самооплодотворению, так как их рыльца в высшей степени легко могут получать пыльцу собственных [цветов]. Эта точка зрения еще более соблазнительна в случае длинностолбчатой формы *Linum grandiflorum*. С другой стороны, так как венчик *Pulmonaria angustifolia* направлен наклонно вверх, то очевидно, что пыльца значительно легче упадет на рыльце короткостолбчатого, чем длинностолбчатого цветка, или же будет сброшена туда насекомыми; тем не менее, короткостолбчатые [цветы] вместо того, чтобы быть более стерильными, что представляло бы защиту от самоопыления, гораздо более плодовиты, чем длинностолбчатые, при иллегитимном опылении тех и других.

Pulmonaria azurea, по Гильдебранду, не гетеростильна.*

* «Die Geschlechter-Vertheilung bei den Pflanzen», 1867, S. 37.

На основании изучения сухих цветов *Amsinckia spectabilis*, [44] присланных мне проф. Аза Греем, я сначала думал, что это растение, принадлежащее к семейству Boragineae, гетеростильно. Пестик необычайно варьирует по длине, будучи у одних экземпляров вдвое длиннее, чем у других; варьирует также точка прикрепления тычинок. Но вырастив несколько растений из семян, я скоро убедился, что все это простая изменчивость. Развивающиеся первыми цветы имеют тенденцию к некоторому недоразвитию тычинок, которые содержат тогда очень небольшое количество пыльцы в своих пыльниках; в таких цветах рыльце поднимается над пыльниками, между тем как обычно оно расположено ниже, а иногда на одном уровне с ними. Я не мог найти разницы в размерах зерен пыльцы или в структуре рылец у растений, которые всего больше отличались в вышеуказанном отношении, и все они, при исключении доступа насекомых, давали массу семян. По данным Воше и на основании беглого осмотра, я думал также сначала, что близкие [к Amsinckia] *Anchusa arvensis* [45] и *Echium vulgare* гетеростильны, но скоро убедился в своей ошибке. Ввиду сообщенных мне данных, я исследовал сухие цветы другого представителя Boragineae, *Arnebia hispidissima*, собранные в различных местах, и хотя венчики, вместе с заключенными в них органами, сильно варьировали по длине, тут не было и следа гетеростилии.

Polygonum fagopyrum [46] (*Polygonaceae*)

Гильдебранд показал, что этот вид, обыкновенная гречиха, гетеростилен. * У длинностолбчатой формы (рис. 7) три рыльца значительно возвышаются над восемью короткими тычинками и стоят на одном уровне с пыльниками восьми длинных тычинок короткостолбчатой формы; у этой последней формы рыльца и тычинки находятся в подобном же, но только обратном, отношении. Я не мог обнаружить никаких различий в структуре рылец двух форм. Зерна пыльцы короткостолбчатой формы относятся по величине их диаметров к зернам пыльцы длинностолбчатой, как 100 к 82. Следовательно, это растение, без сомнения, гетеростильно.



Рис. 7. *Polygonum fagopyrum* (по Г.Мюллеру)

Верхний рисунок — длинностолбчатая форма, нижний—короткостолбчатая. Некоторые пыльники раскрылись, другие — нет.

Я поставил опыты в несовершенной форме для выяснения относительной плодовитости длинно- и короткостолбчатых растений. Короткостолбчатые цветы протаскивались по нескольку раз по двум соцветиям длинностолбчатых растений, защищенным сеткой, и таким образом последние были легитимно опылены, хотя и неполно. Они образовали 22 семени, [47] т. е. по 11 на соцветие.

Три соцветия длинностолбчатых растений получили тем же способом пыльцу других длинностолбчатых растений и таким образом были иллегитимно опылены. Они дали 14 семян, т. е. только по 4,66 на соцветие.

* «Die Geschlechter-Vertheilung» etc., 1867, S. 34.

Два соцветия короткостолбчатых растений получили подобным же способом пыльцу с длинностолбчатых цветов и были таким образом опылены легитимно. Они образовали 8 семян, т. е. по 4 на соцветие.

Четыре соцветия короткостолбчатых растений подобным же образом получили пыльцу других короткостолбчатых растений и были таким образом опылены иллегитимно. Они образовали 9 семян, т. е. по 2,25 на соцветие.

Результат опыления соцветий вышеописанным несовершенным способом нельзя считать вполне надежным, но я хочу указать, что четыре легитимно опыленных соцветия дали в среднем по 7,50 семени на соцветие, в то время как семь иллегитимно опыленных соцветий дали меньше половины этого количества, в среднем только по 3,28 семени. Семена, полученные от легитимного скрещивания длинностолбчатых цветов, были лучше, чем семена с иллегитимно опыленных цветов на тех же растениях: веса равных количеств их относились, как 100 к 82.

Около дюжины растений, принадлежавших к обеим формам, были покрыты сеткой, и в начале лета они не образовали спонтанно ни одного семени, хотя в тот же период искусственно опыленные цветы образовали их в изобилии; замечательно однако, что в конце сезона, в сентябре, обе формы сделались в высшей степени самоплодовитыми. Они не произвели, однако, такого количества семян, как соседние, незащищенные [сетками] растения, которые посещались насекомыми. Поэтому цветы любой из форм, предоставленные самоопылению в конце лета без помощи насекомых, далеко не так стерильны, как у большинства других гетеростильных растений. Большое количество насекомых, а именно, по наблюдениям Г. Мюллера, * 41 вид, посещают цветы гречихи из-за восьми капель нектара. Г. Мюллер на основании строения цветов заключает, что насекомые способны опылять их как иллегитимно, так и легитимно; но он заблуждался, предполагая, что длинностолбчатые цветы не могут спонтанно самоопыляться.

В отличие от того, что имеет место в других родах, до сих пор описанных, Polygonum, хотя и очень большой род, содержит, насколько в настоящее время известно, только один единственный гетеростильный вид, а именно данный. Г. Мюллер в своем интересном описании многих других видов указывает, что *P. bistorta* настолько строго протерандричен (обыкновенно пыльники опадают до созревания рылец), что цветы должны перекрестно опыляться многочисленными насекомыми, посещающими их. Другие виды несут менее заметные цветы, которые выделяют мало нектара или не выделяют его совсем и, следовательно, редко посещаются насекомыми; они приспособлены к самоопылению, хотя способны и к перекрестному опылению. [48] По Дельпино, Polygonaceae опыляются обычно ветром, а не насекомыми, как данный род.

Leucosmia Burnettiana (*Thymeliae*) [49]

Так как проф. Аза Грей высказал предположение,** что этот вид и *L. acuminata*, равно как и некоторые виды близкого рода Drymispermum,[50] диморфны, или гетеростильны, то я добыл из Кью, благодаря любезности д-ра Гукера, два засушенных цветка первого вида, обитателя Островов Дружбы в Тихом океане. Длина пестика

* «Die Befruchtung» etc., S. 175, и «Nature», January 1, 1874, p. 166.

** «American Journal of Science», 1865, p. 101, и Seemann's «Journal of Botany», vol. III, 1865, p. 305.

длинностолбчатой формы относится к длине пестика короткостолбчатой, как 100 к 86; рыльце выдается над зевом венчика и окружено пятью пыльниками, кончики которых почти доходят до его основания, а ниже, внутри трубчатого венчика, расположены пять других, несколько меньших пыльников. У короткостолбчатой формы рыльце расположено внизу трубки венчика, почти на одном уровне с нижними пыльниками другой формы; оно значительно отличается от рыльца длинностолбчатой формы, будучи гуще покрыто сосочками и длиннее его в отношении 100 к 60. Пыльники верхних тычинок короткостолбчатой формы прикреплены к свободным нитям и поднимаются над зевом венчика, в то время как пыльники нижних тычинок расположены в зеве на одном уровне с верхними тычинками другой формы. Были измерены диаметры значительного числа зерен у ряда пыльников обоих типов. [взятых] у обеих форм [растений], но они не отличаются друг от друга в сколько-нибудь заслуживающих внимания размерах. Средний диаметр двадцати двух зерен длинностолбчатых цветов относится к таковому двадцати двух зерен короткостолбчатых, как 100 к 99. Пыльники верхних тычинок короткостолбчатой формы кажутся слабее развитыми и содержат значительное количество сморщенных зерен, которые были отброшены при установлении вышеприведенных средних. Несмотря на отсутствие сколько-нибудь заметных различий в диаметрах зерен пыльцы двух форм, едва ли может быть сомнение,— на основании крупных различий в длине пестика и особенно рыльца, а также большей густоты сосочков на рыльцах короткостолбчатой формы,— в том, что данный вид действительно гетеростилен. Этот случай походит на случай с *Linum grandiflorum*, где единственная разница между двумя формами заключалась в длине пестиков и рылец. Судя по значительной длине трубчатого венчика Leucosmia, ясно, что цветы перекрестно опыляются крупными Lepidoptera или сосущими мед птицами; расположение тычинок двумя мутовками одна под другой, особенность, которую я не наблюдал ни у одного другого гетеростильного диморфного растения, вероятно, способствует тому, чтобы вводимый орган [насекомого] мог быть сплошь покрыт пыльцой.

Menyanthes trifoliata (*Gentianeae*)

Это растение растет по болотам; мой сын Уильям собрал 247 цветов со стольких же различных растений, и из них 110 было длинностолбчатых и 137 короткостолбчатых. Длина пестика длинностолбчатой формы относится к таковой короткостолбчатой приблизительно: как 3 к 2. Рыльце первой, по наблюдениям моего сына, значительно больше, чем рыльце короткостолбчатой формы, но у обеих форм оно сильно варьирует по величине. Тычинки короткостолбчатой формы почти вдвое длиннее тычинок длинностолбчатой, так что их пыльники стоят чуть выше уровня рыльца длинностолбчатой формы. Пыльники также сильно варьируют по величине, но часто они, повидимому, крупнее в короткостолбчатых цветах. Мой сын сделал с помощью камеры несколько рисунков зерен пыльцы; диаметр их у короткостолбчатых цветов относится к таковому длинностолбчатых приблизительно. как 100 к 84. Я ничего не знаю относительно способности к опылению двух форм, но короткостолбчатые растения, живущие изолированно в саду в Кью, образовали в изобилии коробочки, однако их семена никогда не прорастали: похоже на то, что короткостолбчатая форма стерильна при опылении собственной пыльцой.

Limnanthemum Indicum (*Gentianeae*)

М-р Твайтс в своем «Перечне растений Цейлона» указывает, что это растение существует в двух формах, и он был так любезен, что прислал мне законсервированные в спирту экземпляры. Пестик инностолбчатой формы почти втрое (а именно

как 14 к 5) длиннее такового короткостолбчатой формы и значительно тоньше, а именно — в отношении 3 к 5. Листообразное рыльце сильнее распростерто и вдвое больше рыльца короткостолбчатой формы. У последней тычинки почти вдвое длиннее тычинок длинностолбчатой формы, а пыльники больше — в отношении 100 к 70. Зерна пыльцы, пробывшие долго в спирту, были одинаковой формы и размеров у обеих форм. Семяпочки, по м-ру Твайтсу, одинаково многочисленны (а именно от 70 до 80) у обеих форм.

Villarsia [*sp.?*]* (*Gentianeae*)

Фриц Мюллер прислал мне из южной Бразилии засушенные цветы этого водного растения, весьма близкого к Limnanthemum. У длинностолбчатой формы рыльце несколько поднимается над пыльниками, и длина всего пестика вместе с завязью относится к таковой короткостолбчатой формы приблизительно, как 3 к 2. У последней формы пыльники расположены над рыльцем, а столбик очень короток и толст. Но длина пестика довольно сильно варьирует; рыльце расположено либо на уровне верхушек чашелистиков, либо значительно ниже их. Листоватое рыльце длинностолбчатой формы вместе с крылатым столбиком больше, чем у другой формы. Одним из наиболее замечательных различий между двумя формами является то, что пыльники более длинных тычинок короткостолбчатых цветов значительно длиннее пыльников более коротких тычинок длинностолбчатых цветов. В первых почти треугольные зерна пыльцы крупнее, отношение их ширины (измеренной от угла к середине противоположной стороны) к ширине зерен длинностолбчатых цветов равно приблизительно 100 к 75. Фриц Мюллер сообщил мне также, что пыльца короткостолбчатых цветов синеватой окраски, в то время как пыльца длинностолбчатых желтая. Когда мы перейдем к рассмотрению *Lythrum salicaria*, мы найдем ярко выраженные различия в окраске пыльцы двух форм.

Только что описанные три рода, Menyanthes, Limnanthemum и Villarsia, образуют хорошо очерченную субтрибу в семействе Gentianeae. Все виды, насколько это сейчас известно, гетеростильны и все обитают в воде или являются амфибиями.

Forsythia suspensa[51] (*Oleaceae*)

Профессор Аза Грей установил, что экземпляры этого вида, растущие в Кембриджском ботаническом саду (Соед. Штаты), короткостолбчаты и что Зибольд и Цуккарини описывают длинностолбчатую форму и дают рисунки обеих форм; так что едва ли, по его мнению, можно сомневаться в том, что растение это диморфно.** Поэтому я обратился к д-ру Гукеру, который прислал мне один засушенный цветок из Японии, другой из Китая и третий из Ботанического сада в Кью. Первый оказался длинностолбчатым, а два других — короткостолбчатыми. Длина пестика длинностолбчатой формы относится к таковой короткостолбчатой, как 100 к 38, лопасти рыльца немного длиннее (как 10 к 9), но у́же и менее расходятся. Однако последний признак, может быть, только временный. Повидимому, нет разницы в количестве и характере сосочков на обоих рыльцах. Длина тычинок короткостолбчатой формы относится к таковой длинностолбчатой, как 100 к 66, но пыльники короче, их отношение 87 к 100, и это необычно, так как если вообще имеется какое-нибудь различие в размерах между пыльниками двух форм, то пыльники более длинных тычинок короткостолбчатой формы бывают наиболее длинными. Зерна пыльцы короткостолб-

* [Здесь, как и всюду дальше, прямые скобки, заключающие слово «sp.?», принадлежат Дарвину, а не редакции.—*Ред.*].
** «The American Naturalist», July, 1873, p. 422.

чатых цветов определенно крупнее зерен пыльцы длинностолбчатых, но только в очень слабой степени, а именно — диаметры их относятся, как 100 к 94. Короткостолбчатая форма, растущая в саду в Кью, никогда не давала там плодов.

Forsythia viridissima является также, повидимому, гетеростильной; проф. Аза Грей указывает на то, что хотя в саду в Кембридже (Соед. Штаты) и растет только одна длинностолбчатая форма, опубликованные рисунки этого вида относятся к короткостолбчатой форме.

Cordia [*sp.*?] (*Cordiaceae*)

Фриц Мюллер прислал мне засушенные экземпляры этого кустарника, который он считает гетеростильным; это не вызывает у меня больших сомнений, несмотря на то, что обычные характерные отличия двух форм здесь не особенно хорошо выражены. В случае с *Linum grandiflorum* мы видели, что растение может быть функционально в высшей степени гетеростильным и в то же время обе формы могут иметь тычинки одинаковой длины и зерна пыльцы одинакового размера. У данного вида Cordia тычинки обеих форм почти одинаковой длины, причем тычинки короткостолбчатой формы чуть длиннее; пыльники у обеих форм расположены в зеве венчика. Не мог я открыть какой-либо разницы и в размерах зерен пыльцы как сухих, так и набухших в воде. Рыльца длинностолбчатой формы стоят как раз над пыльниками, и весь пестик длиннее пестика короткостолбчатой формы приблизительно в отношении 3 к 2.

Рыльца короткостолбчатой формы расположены под пыльниками, и они значительно короче рылец длинностолбчатой формы. Последнее различие наиболее существенное среди всех различий между двумя формами [этого вида].

Gilia (*Ipomopsis*) *pulchella*, или *aggregata* (*Polemoniaceae*)

Профессор Аза Грей замечает по поводу этого растения: «Тенденция к диморфизму, следы или, быть может, скорее намечающиеся проявления которого мы встречаем в различных группах рода, наиболее выражена у *G. aggregata*». * Он прислал мне несколько засушенных цветов, другие я добыл в Кью. Они очень различаются по размерам, некоторые из них почти вдвое длиннее других (именно как 30 к 17), так что было невозможно иначе, как путем вычислений, сравнивать длину органов различных растений. Сверх того, изменчиво и относительное положение рылец и пыльников: в некоторых длинностолбчатых цветах рыльца и пыльники чуть высовывались из зева венчика, между тем как у других они подымались над ним более чем на $^4/_{10}$ дюйма. Я подозреваю также, что пестик продолжает расти еще некоторое время после растрескивания пыльников. Тем не менее возможно расклассифицировать цветы между двумя формами. В некоторых длинностолбчатых цветах длина пестика относилась к длине пестика короткостолбчатых цветов, как 100 к 82, но этот результат был получен лишь после сведения величины венчика к одному и тому же масштабу. В другой паре цветов разница в длине пестиков определенно была еще больше, но они не были промерены. У короткостолбчатых цветов, безразлично больших или маленьких, рыльце расположено довольно глубоко внутри трубки венчика. Сосочки на рыльце длинностолбчатой формы длиннее, чем у короткостолбчатой, в отношении 100 к 40. Длина тычиночных нитей некоторых короткостолбчатых цветов относится к таковой длинностолбчатых, как 100 к 25, причем измерялась лишь свободная, т. е. неприкрепленная, часть их; однако, это отношение ненадежно вследствие большой изменчивости тычинок. Средний диаметр

* «Proc. American Acad. of Arts and Sciences», June 14, 1870, p. 275.

одиннадцати зерен пыльцы длинностолбчатых цветов и двенадцати короткостолбчатых был совершенно одинаков. Из этих различных данных следует, что разница в длине и характере поверхности рылец в цветах является единственным надежным доказательством того, что вид этот гетеростилен, потому что было бы опрометчиво полагаться на разницу в длине пестиков, видя, насколько она изменчива. Я оставил бы этот случай вообще под сомнением, если бы не было наблюдений над следующими видами, а последние почти не оставляют во мне сомнений в том, что данное растение действительно гетеростильно. Профессор Грей сообщает мне, что у другого вида, *G. coronopifolia*, принадлежащего к той же секции рода, он не нашел и следов диморфизма.

Gilia (*Leptosiphon*) *micrantha*[52]

Небольшое число цветов, присланных мне из Кью, было несколько повреждено, так что я не могу сказать ничего положительного о расположении и относительной длине органов обеих форм. Но их рыльца отличаются точно таким же образом, как и у последнего вида; сосочки длинностолбчатых рылец длиннее таковых короткостолбчатых в отношении 100 к 42. Мой сын измерил девять зерен пыльцы длинностолбчатой формы и столько же короткостолбчатой, и оказалось, что средний диаметр первых относится к таковому последних, как 100 к 81. Учитывая эти различия, равно как и различия между рыльцами двух форм, нельзя сомневаться в том, что вид этот гетеростилен. Таков, вероятно, и *Gilia nudicaulis*, который также относится к секции Leptosiphon этого же рода, потому что я слышал от профессора Аза Грея, что у некоторых экземпляров столбик очень длинный, с более или менее выдающимся рыльцем, в то время как у других экземпляров он запрятан глубоко в трубке [венчика]; пыльники расположены всегда в зеве венчика.

Phlox subulata (*Polemoniaceae*)

Профессор Аза Грей сообщил мне, что значительное большинство видов этого рода имеет длинный пестик, с более или менее выдающимся [из венчика] рыльцем; в то же время многие другие виды, особенно однолетние, имеют короткий пестик, сидящий глубоко внутри трубки венчика. У всех видов пыльники расположены один под другим, причем самый верхний высовывается из зева венчика. Только у *Phlox subulata* он «видел как длинные, так и короткие столбики, и вот короткостолбчатое растение было описано (без учета этого признака) как самостоятельный вид (*P. nivalis*, *P. Hentzii*); оно может иметь по две семяпочки в каждом гнезде, в то время как длинностолбчатый *P. subulata* редко имеет их более одной». * Он прислал мне несколько засушенных цветов обеих форм; другие [экземпляры] я получил из Кью, но мне не удалось установить, гетеростилен ли вид. В двух цветах, почти одинаковых по величине, пестик длинностолбчатой формы был вдвое длиннее пестика короткостолбчатой, но в других случаях разница приблизительно не так велика. Рыльце длинностолбчатого пестика находится почти в зеве венчика, между тем как у короткостолбчатого оно расположено глубоко — иногда даже очень глубоко — в трубке венчика, т. е. положение его сильно варьирует. У короткостолбчатых цветов рыльца гуще покрыты сосочками и большей длины (в одном случае в отношении 100 к 67), чем у длинностолбчатых. Мой сын измерил двадцать зерен пыльцы одного короткостолбчатого цветка и девять — длинностолбчатого: диаметр первых относился к диаметру последних, как 100 к 93, и это различие подтверждает предположение, что растение это гетеростильно. Диаметр зерен пыльцы короткостолбчатого цветка сильно варьирует. Он измерил затем десять зерен из другого длинностолб-

* «Proc. American Acad. of Arts and Sciences», June 14, 1870, p. 248.

чатого цветка и десять зерен с другого растения той же формы; разница в диаметре этих зерен выразилась отношением 100 к 90. Средний диаметр этих двух проб в двадцать зерен относился к таковому двенадцати зерен другого [экземпляра] короткостолбчатого цветка, как 100 к 75; здесь, таким образом, зерна короткостолбчатой формы значительно мельче зерен длинностолбчатой,— это является обратным тому, что имело место в предыдущем случае и что является общим правилом для гетеростильных растений. Весь этот случай в высшей степени запутан [53] и не может быть понят, пока не будут поставлены опыты на живых растениях. Бо́льшая длина рыльца и большее количество сосочков на нем у короткостолбчатых цветов по сравнению с длинностолбчатыми производят впечатление, что растение, как будто гетеростильно, ибо мы знаем, что у некоторых видов, например, у Leucosmia и у некоторых Rubiaceae, рыльце длиннее и более покрыто сосочками у короткостолбчатой формы, хотя обратное наблюдается у Gilia, представителя того же семейства, что и Phlox. Сходное положение пыльников обеих форм, а также большие колебания в длине пестика у многих короткостолбчатых цветов несколько противоречат тому, чтобы считать данный вид гетеростильным. Необычайная изменчивость диаметра пыльцевых зерен и тот факт, что в одной порции цветов зерна длинностолбчатых цветов были крупнее, чем зерна короткостолбчатых, уже совершенно не позволяет считать *Phlox subulata* гетеростильным. Возможно, что когда-то этот вид был гетеростильным, а теперь он приближается к тому, чтобы стать двудомным; короткостолбчатые растения по своей природе становятся более женскими. Это объяснило бы нахождение большего числа семяпочек в их завязях и изменчивость их зерен пыльцы. Я не берусь решать, меняют ли в настоящее время длинностолбчатые растения свою природу, как это может показаться на основании факта изменчивости их зерен пыльцы, и не становятся ли они при этом более мужскими; они могут остаться гермафродитными, так как сосуществование гермафродитных и женских растений у одного и того же вида является далеко не редким.

Erythroxylon [*sp.*?] (*Erythroxylidae*) [54]

Фриц Мюллер прислал мне из южной Бразилии засушенные цветы этого дерева, вместе с прилагаемым рисунком, который изображает обе формы, увеличенные приблизительно в пять раз, с удаленными лепестками. У длинностолбчатой формы рыльца поднимаются над пыльниками, а столбики их почти вдвое длиннее столбиков короткостолбчатой формы, у которой рыльца расположены под пыльниками. Рыльца многих, но не всех, короткостолбчатых цветов больше, чем длинностолбчатых. Пыльники короткостолбчатых цветов расположены на одном уровне с рыльцами другой формы, но тычинки длиннее только на одну четверть или одну пятую их собственной длины по сравнению с тычинками длинностолбчатых цветов. Следовательно, пыльники последних расположены не на одном уровне с рыльцами другой формы, а несколько выше. В отличие от того, что имеет место в следующем, близко родственном роде Sethia, тычинки почти равны по длине в цветах одной и той же формы. Зерна пыльцы короткостолбчатых цветов, измеренные в сухом состоянии, немного больше зерен длинностолбчатой формы, в отношении приблизительно 100 к 93.* [55]

* Ф. Мюллер отмечает в своем письме ко мне, что цветы многих экземпляров, которые он тщательно изучил, поразительно изменчивы по числу своих частей; 5 чашелистиков и лепестков, 10 тычинок и 3 пестика — преобладающие числа, но число чашелистиков и лепестков нередко варьирует от 5 до 7, тычинок от 10 до 14 и пестиков от 3 до 4.

Sethia acuminata [56] (*Erythroxylidae*)

М-р Твайтс установил несколько лет тому назад, * что растение это существует в виде двух форм, которые он обозначил как *forma stylosa et staminea*; цветы, присланные им мне, ясно гетеростильны. Пестик длинностолбчатой формы почти вдвое длиннее, а тычинки наполовину короче соответствующих органов короткостолбчатой формы. Рыльца длинностолбчатой кажутся немного меньше, чем рыльца короткостолбчатой. Все тычинки в короткостолбчатых цветах почти равной длины, между тем как у длинностолбчатых они различаются по длине, причем немного более длинные чередуются с немного более короткими, и эта разница в строении тычинок двух форм, вероятно, связана, как мы потом увидим в случае с короткостолбчатыми

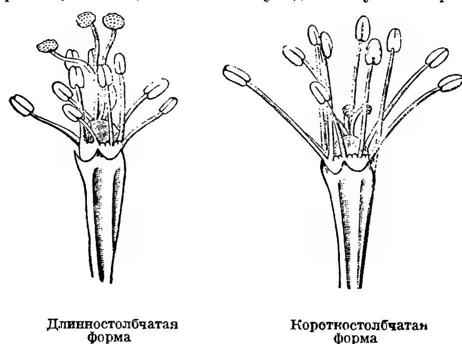


Рис. 8. *Erythroxylon* [sp.?]

С рисунка Фрица Мюллера; увеличено в пять раз.

цветами *Lythrum salicaria*, с наилучшим способом переноса насекомыми пыльцы длинностолбчатых цветов на рыльце короткостолбчатых. Наибольшие диаметры зерен пыльцы короткостолбчатых цветов, хотя и варииируют по своим размерам, относятся к таковым длинностолбчатых, насколько я мог выяснить, как 100 к 83. *Sethia obtusifolia* [57] гетеростильна подобно *S. acuminata*.

Cratoxylon formosum (*Hypericineae*) [58]

М-р Тизельтон Дайер отмечает, что это дерево, растущее на Малакке и Борнео, повидимому гетеростильно. ** Он прислал мне засушенные цветы; разница между двумя формами выражена очень отчетливо. Длина пестика длинностолбчатой формы относится к таковой короткостолбчатой, как 100 к 40; его шаровидные рыльца вдвое толще. Они расположены как раз над многочисленными пыльниками и немного ниже кончиков лепестков. У короткостолбчатой формы пыльники высоко поднимаются над пестиками, рыльца которых расходятся между тремя пучками тычинок и расположены только немного выше кончиков чашелистиков. Длина тычинок этой формы относится к таковой длинностолбчатой, как 100 к 86; таким образом, они меньше различаются по длине, чем пестики. Было измерено по десяти зерен

* Thwaites, «Enumeratio Plantarum Zeylaniae», 1864, p. 54.

** «Journal of Botany», London, 1872, p. 26.

пыльцы каждой формы, отношение диаметров короткостолбчатой формы к таковым длинностолбчатой равно 100 к 86. Это растение, таким образом, во всех отношениях является хорошо выраженным гетеростильным видом.

Aegiphila elata (*Verbenaceae*)

М-р Бентам был так любезен, что прислал мне засушенные цветы как этого вида, так и *Ae. mollis*, растущих в Южной Америке. Две формы различаются очень отчетливо, так как глубоко-двураздельное рыльце одной и пыльники другой высоко подымаются над зевом венчика. У данного вида столбик длинностолбчатой формы в два с половиною раза длиннее такового короткостолбчатой. Расходящиеся рыльца двух форм не отличаются сколько-нибудь значительно ни по длине, ни, насколько я мог заметить, по своим сосочкам. В длинностолбчатых цветах тычиночные нити приросли к венчику почти до самых пыльников, которые заключены внутри трубки несколько ниже зева. В короткостолбчатых цветах тычиночные нити свободны от точки, где расположены пыльники у другой формы, и они подымаются над венчиком до одинаковой высоты с рыльцами длинностолбчатых цветов. Часто трудно бывает измерить точно зерна пыльцы, которые долго сохли, а затем разбухли в воде, но здесь они очень ясно отличаются по размерам. Диаметр их в короткостолбчатых цветах относится к таковому в длинностолбчатых, как 100 к 62. Две формы *Ae. mollis* представляют подобные же различия в длине их пестиков и тычинок.

Aegiphila obdurata[59]

Цветы этого кустарника были присланы мне из Санта Катарина в Бразилии Фрицем Мюллером и определены для меня в Кью.[60] С первого взгляда они производят впечатление в высшей степени гетеростильных, так как рыльце длинностолбчатой формы высовывается далеко наружу из венчика, в то время как пыльники расположены на полдороге внутри трубки венчика; между тем, у короткостолбчатой формы пыльники подымаются над венчиком, а рыльце заключено в трубку почти на том же уровне, что и пыльники другой формы. Длина пестика длинностолбчатой формы относится к длине пестика короткостолбчатой, как 100 к 65, а длина рылец, взятых сами по себе, как 100 к 55. Несмотря на все это, растение это не является гетеростильным. Пыльники длинностолбчатой формы бурые, твердые и мясистые, а длина их меньше половины длины пыльников короткостолбчатой формы, точнее, [они относятся] как 44 к 100, и, что гораздо важнее, они были найдены в рудиментарном состоянии в двух цветах, исследованных мною, и не содержали ни одного зерна пыльцы. У короткостолбчатой формы рассеченное рыльце, которое, как мы видели, сильно укорочено, толще и более мясисто, чем рыльце длинностолбчатой формы, и покрыто небольшими неправильными выступами, образованными довольно крупными клетками. Оно производит впечатление страдающего от гипертрофии и, вероятно, не способно к оплодотворению. Если это так, то растение двудомно и, судя по двум ранее описанным видам, оно, вероятно, было некогда гетеростильным и затем стало двудомным вследствие того, что пестик у одной формы и пыльники у другой утратили свои функции и уменьшились в размерах. Впрочем, возможно, что цветы находятся в том же состоянии, как и у обыкновенного тимьяна и многих других губоцветных, у которых женские и гермафродитные особи регулярно сосуществуют. Фриц Мюллер, который, как и я сначала, считал данное растение гетеростильным, сообщает мне, что он нашел во многих местах совершенно изолированные кусты и что они были абсолютно стерильны, в то время как два растения, росшие близко друг от друга, были покрыты плодами. Этот факт лучше согласуется с предположением, что вид двудомен, чем с тем, что он состоит из женской

и гермафродитной форм, потому что если бы одно из изолированных растений было гермафродитным, оно, вероятно, образовало бы некоторое количество плодов.

Rubiaceae

Это большое естественное семейство содержит значительно большее число гетеростильных родов, чем какое-либо другое из ныне известных.

Mitchella repens. — Проф. Аза Грей прислал мне несколько живых растений, собранных в нецветущем состоянии, и почти половина из них оказалась длинностолбчатыми, а другая половина короткостолбчатыми. Белые душистые цветы, выделяющие много нектара, всегда растут попарно, связанные своими завязями, так что вдвоем образуют «ягодообразную двойную костянку». * В моей первой серии опытов (1864) я не предполагал, что это своеобразное расположение цветов может иметь какое-либо влияние на их плодовитость; в ряде случаев опыляется только один из двух цветов в паре и тогда значительный процент их или все они не образовывали ягод. На следующий год оба цветка каждой пары неизменно опылялись одним и тем же способом, и только эти последние опыты служат для определения процента цветов, давших ягоды при легитимном и иллегитимном опылении, а для вычисления среднего числа семян в ягоде я пользовался ягодами, образовавшимися за оба лета.

В длинностолбчатых цветах рыльце торчит как раз над бородатым зевом венчика, и пыльники сидят несколько ниже в трубке. В короткостолбчатых цветах эти органы занимают обратное положение. У последней формы свежие пыльцевые зерна несколько крупнее и менее прозрачны, чем таковые длинностолбчатой формы. Результаты моих опытов даны в следующей таблице [таблица 21, стр. 118].

Из этой таблицы следует, что 88% парных цветов обеих форм при легитимном опылении их принесли двойные ягоды, из которых девятнадцать содержали в среднем по 4,4 семени и максимум 8 семян в одной [из ягод]. Из иллегитимно опыленных парных цветов только 18% дало ягоды, из которых шесть содержали в среднем только по 2,1 семени, с максимумом в одной из них 4 семени. Таким образом, два легитимных союза более плодовиты, чем два иллегитимных, судя по проценту цветов, давших ягоды, в отношении 100 к 20, а судя по среднему числу содержащихся [в них] семян, как 100 к 47.

Три длинностолбчатых и три короткостолбчатых растения были по отдельности прикрыты сетками; они образовали все вместе только 8 ягод, содержавших в среднем всего по 1,5 семени. Образовалось еще несколько ягод, не содержавших семян. Растения, взятые для этого опыта, оказались, таким образом, крайне стерильными, а [проявленную] ими слабую плодовитость можно отнести частично за счет действия многочисленных трипсов, посещавших цветы. М-р Дж. Скотт сообщил мне, что одно единственное растение (вероятно, длинностолбчатое), которое росло в Ботаническом саду в Эдинбурге и, без сомнения, свободно посещалось насекомыми, образовало массу ягод, однако какое количество из них содержало семена, не было установлено.

* A. Gray. «Manual of the Bot. of the N. United States». 1856. p. 172.

Таблица 21

Mitchella repens

Тип союза	Число пар цветов, опыленных в течение второго лета	Число костянок, образовавшихся в течение второго лета	Среднее число хороших семян на костянку во всех костянках, образовавшихся за два лета
Длинностолбчатые цветы, опыленные пыльцой короткостолбчатых. Легитимный союз.	9	8	4,6
Длинностолбчатые цветы, опыленные пыльцой той же формы. Иллегитимный союз.	8	3	2,2
Короткостолбчатые цветы, опыленные пыльцой длинностолбчатых. Легитимный союз.	8	7	4,1
Короткостолбчатые цветы, опыленные пыльцой той же формы. Иллегитимный союз.	9	0	2,0
Два легитимных союза вместе . .	17	15	4,4
Два иллегитимных союза вместе	17	3	2,1

Borreria, nova sp., *близкий к valerianoides* (*Rubiaceae*)

Фриц Мюллер прислал мне семена этого растения, весьма распространенного в Санта Катарина в южной Бразилии; из них было выращено десять растений, содержавших пять длинно- и пять короткостолбчатых. Пестик длинностолбчатых цветов подымается как раз над зевом венчика и втрое длиннее короткостолбчатого, а расходящиеся рыльца у него тоже несколько крупнее. Пыльники у длинностолбчатой формы расположены довольно глубоко внутри венчика и совершенно скрыты. В короткостолбчатых цветах пыльники подымаются как раз над зевом венчика, а рыльце расположено глубоко внутри трубки венчика. Если принять во внимание большую разницу в длине пестиков обеих форм, то удивительно, что зерна пыльцы мало отличаются по величине; Фриц Мюллер был также поражен этим фактом. В сухом состоянии зерна пыльцы короткостолбчатых цветов, насколько удалось установить, крупнее таковых длинностолбчатых, а когда те и другие набухли при погружении в воду, диаметр первых относился к диаметру последних, как 100 к 92. В длинностолбчатых цветах головчатые волоски не только заполняют зев венчика, но и торчат над ним; они расположены, таким образом, над пыльниками и под рыльцем. В короткостолбчатых цветах подобная же щетка волос расположена внизу внутри трубчатого венчика, над рыльцем и под пыльниками. Наличие этих

головчатых волосков у обеих форм, хотя они и занимают столь различное положение, показывает, что они, вероятно, имеют очень важное функциональное значение. Они служат для защиты рыльца каждой формы от [опыления] своей собственной пыльцой; однако, согласно взгляду проф. Кернера, * их главное назначение заключается, вероятно, в защите обильного нектара от покражи мелкими ползающими насекомыми, которые не могут приносить пользу виду путем переноса пыльцы с одной формы на другую.

Цветы так малы и так скучены, что у меня не было охоты тратить время на опыление каждого из них в отдельности, но я проводил многократно головками короткостолбчатых цветов по трем головкам длинностолбчатых цветов, которые и были таким образом легитимно опылены и дали несколько дюжин плодов, содержавших каждый по два хороших семени. Я опылил таким же способом три головки на том же длинностолбчатом растении пыльцой другого длинностолбчатого растения, так что они оказались опыленными иллегитимно, но они не дали ни одного семени. Не дало спонтанно ни одного семени и то растение, которое было защищено сеткой. Тем не менее, другое длинностолбчатое растение, которое было тщательно защищено, образовало спонтанно очень небольшое число семян, так что длинностолбчатая форма не вполне стерильна при опылении собственной пыльцой.[61]

Faramea [*sp.*?] (*Rubiaceae*)

Фриц Мюллер дал полное описание двух форм этого замечательного растения, обитающего в южной Бразилии.** У длинностолбчатой формы пестик подымается над венчиком и почти точно вдвое превосходит по длине пестик короткостолбчатой формы, находящийся внутри трубки венчика. Первый разделен на два довольно коротких и широких рыльца, в то время как короткостолбчатый пестик разделен на два длинных, тонких, иногда довольно сильно закрученных рыльца. Тычинки каждой формы соответствуют по высоте или длине пестикам другой формы. Пыльники у короткостолбчатой формы немного крупнее, чем у длинностолбчатой; диаметры их зерен пыльцы относятся к таковым другой формы, как 100 к 67. Зерна пыльцы двух форм, однако, еще более различаются друг от друга замечательным и совершенно беспримерным образом: зерна пыльцы короткостолбчатых цветов покрыты острыми шипиками, меньшие же по размерам зерна длинностолбчатых цветов совершенно гладки. Фриц Мюллер замечает, что это различие между зернами пыльцы двух форм, очевидно, полезно для растения, так как зерна выступающих тычинок короткостолбчатой формы, будь они гладки, сдувались бы легко ветром и таким образом терялись бы; мелкие

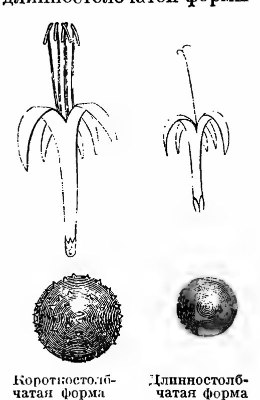


Рис. 9. *Faramea* [sp.?]

Очертания цветов засушенных экземпляров. Пыльцевые зерна увеличены в 180 раз. Рис. Фрица Мюллера.

* «Die Schutzmittel der Blüthen gegen unberufene Gäste», 1876, S. 37.
** «Bot. Zeitung», Sept. 10. 1869, S. 606.

же шипики на их поверхности позволяют им сцепляться и в то же время благоприятствуют их приставанию к волосатому телу насекомых, которые прямо словно щеткой обтирают пыльники этих тычинок во время посещения цветов. С другой стороны, гладкие зерна длинностолбчатых цветов надежно спрятаны в трубке венчика, так что не могут быть сдуты, но почти наверное пристанут к хоботку вступающего [в цветок] насекомого, который неизбежно плотно прижимается к заключенным в трубку пыльникам.

Напомним, что у длинностолбчатой формы *Linum perenne* при созревании цветка каждое отдельное рыльце вращается вокруг собственной оси, чтобы повернуть свою покрытую сосочками поверхность наружу. Не может быть сомнения в том, что это движение, которое свойственно только длинностолбчатой форме, совершается для того, чтобы соответствующая поверхность рыльца получила пыльцу, приносимую насекомыми с другой формы. У Faramea, как показал Фриц Мюллер, тычинки вращаются вокруг своей оси у одной из двух форм, а именно у короткостолбчатой, для того чтобы их пыльца была сметена на себя насекомым и перенесена на рыльца другой формы. В длинностолбчатых цветах пыльники тесно сомкнутых коротких тычинок не вращаются вокруг своей оси, но лопаются, как обычно у Rubiaceae, с внутренней стороны, и это наилучшим образом обеспечивает приставание зерен пыльцы к хоботку вступающего [в цветок] насекомого. Фриц Мюллер предполагает поэтому, что по мере того как растение становилось гетеростильным и по мере того как тычинки короткостолбчатой формы удлинялись, они постепенно приобретали в высшей степени выгодную способность к вращению вокруг своей собственной оси. До этого он показал, на основании тщательного изучения многих цветов, что эта способность до сих пор еще не совершенна, и, следовательно, известное количество пыльцы оказывается бесполезным, а именно пыльца пыльников, не вполне вращающихся. Из этого вытекает, что развитие растения еще до сих пор не закончилось; тычинки, правда, приобрели необходимую длину, но еще не вполне и не совершенно развили способность к вращению. *

Некоторые из различий в структуре двух форм Faramea в высшей степени замечательны. Почти до самого последнего времени, если бы кто-либо увидел два растения, которые отличались бы сходным образом по длине своих тычинок и пестиков, по форме рылец, по способу раскрывания, а слегка и по размерам своих пыльников, и в необычайной степени по диаметру и структуре их зерен пыльцы, то он объявил бы, что невозможно относить эти две формы к одному и тому же виду.

Suteria (*вид не определен в гербарии в Кью*) (*Rubiaceae*)

Я имею, благодаря любезности Фр. Мюллера, засушенные цветы этого растения из Санта Катарина в Бразилии. У длинностолбчатой формы рыльце расположено в зеве венчика, над пыльниками, которые заключены внутри трубки венчика, но

* Фриц Мюллер приводит еще один пример отсутствия абсолютного совершенства цветов у другого представителя Rubiaceae, а именно у *Posoqueria fragrans*,[62] приспособленного в высшей степени удивительным образом к перекрестному опылению при помощи ночных бабочек (см. «Bot. Zeitung», 1866, № 17). В соответствии с ночным образом жизни этих насекомых большинство цветов открывается только ночью, но некоторые открываются и днем, и пыльца таких цветов расхищается, как часто наблюдал Фр. Мюллер, шмелями и другими насекомыми, без какой-либо выгоды от этого для растения.

лишь немного ниже. У короткостолбчатой формы пыльники расположены в зеве венчика над рыльцем, которое занимает то же положение, что и пыльники у другой формы, будучи расположено в трубке венчика немного ниже их. Поэтому пестик длинностолбчатой формы не превосходит по длине в такой степени пестик короткостолбчатой, как у многих других Rubiaceae. Тем не менее, имеется значительная разница в размерах пыльцевых зерен у двух форм, так как Фриц Мюллер сообщает мне, что диаметр зерен пыльцы короткостолбчатых цветов относится к таковому длинностолбчатых, как 100 к 75.

Houstonia coerulea (*Rubiaceae*)

Проф. Аза Грей был так любезен, что прислал мне извлечение из наблюдений д-ра Ротрока над этим растением. У одной формы высовывается пестик, у другой тычинки, как это было уже давно замечено. Рыльца длинностолбчатой формы короче, толще и более шероховаты, чем у другой формы. Волоски, или сосочки, на рыльце первой равны 0,04 мм, а последней только 0,023 мм в длину. У короткостолбчатой формы пыльники больше и диаметр зерен пыльцы, разбухших в воде, относится к таковому длинностолбчатой формы, как 100 к 72.

Коробочки, собранные с нескольких длинностолбчатых растений, росших в Ботаническом саду в Кембридже (Соед. Штаты) неподалеку от растений другой формы, содержали в среднем по 13 семян, но, повидимому, эти растения находились в неблагоприятных условиях, так как несколько длинностолбчатых растений в естественной обстановке дали в среднем по 21,5 семени на коробочку. Несколько короткостолбчатых растений, поселившихся самосевом в Ботаническом саду, в месте, где было мало вероятно посещение их насекомыми, предварительно посетившими длинностолбчатые растения, образовали коробочки, из которых одиннадцать были совершенно стерильны, одна содержала 4, а другая 8 семян. Таким образом, короткостолбчатая форма, повидимому, очень стерильна при опылении своей собственной пыльцой. Проф. Аза Грей сообщает мне, что другие североамериканские виды этого рода также гетеростильны. [63]

Oldenlandia [*sp.?*] (*Rubiaceae*)

М-р Дж. Скотт прислал мне из Индии засушенные цветы гетеростильного вида этого рода, весьма близкого к предыдущему. Пестик длинностолбчатых цветов длиннее почти на одну четверть своей длины, а тычинки короче почти в такой же пропорции соответствующих органов короткостолбчатых цветов. В последних пыльники длиннее, а растопыренные рыльца значительно длиннее и видимо тоньше, чем у длинностолбчатой формы. Вследствие состояния [моих] экземпляров я не мог решить, длиннее ли сосочки на рыльце одной формы, чем на другой. Диаметр набухших в воде зерен пыльцы короткостолбчатых цветов относится к таковому длинностолбчатых, как 100 к 78, что было установлено на основании средней из десяти измерений для каждого типа.

Hedyotis [*sp.?*] (*Rubiaceae*)

Фриц Мюллер прислал мне из Санта Катарина в Бразилии засушенные цветы маленького нежного вида, который растет на сыром песке близ берегов пресных прудов. У длинностолбчатой формы рыльце подымается над венчиком и стоит на одном уровне с торчащими пыльниками короткостолбчатой формы, а у последней рыльца расположены несколько ниже уровня пыльников другой, т. е. длинностолбчатой формы, заключенных внутри трубки венчика. Пестик длинностолбчатой формы почти втрое длиннее пестика короткостолбчатой, или, точнее [они относятся друг

к другу], как 100 к 39; сосочки на рыльце первой формы шире—в отношении 4 к 3, но длиннее ли они таковых короткостолбчатой формы, я не мог решить. Пыльники короткостолбчатой формы несколько больше, а диаметр зерен пыльцы относится к таковому длинностолбчатых цветов, как 100 к 88; Фриц Мюллер прислал мне еще второй очень миниатюрный вид, который также гетеростилен. [64]

Coccocypselum [*sp.*?] (*Rubiaceae*)

Фриц Мюллер прислал мне также засушенные цветы этого растения из Санта Катарина в Бразилии. Выступающее рыльце длинностолбчатой формы расположено немного выше уровня высовывающихся пыльников короткостолбчатой формы, а скрытое [в венчике] рыльце последней расположено также немного выше уровня заключенных [в венчике] пыльников длинностолбчатой формы. Пестик длинностолбчатой формы почти вдвое длиннее пестика короткостолбчатой; два его рыльца значительно длиннее, сильнее расходятся и более изогнуты. Фриц Мюллер сообщил мне, что он не мог обнаружить разницы в размере зерен пыльцы двух форм. Тем не менее, не может быть сомнения в том, что это растение гетеростильно.

Lipostoma [*sp.*?] (*Rubiaceae*)

Засушенные цветы этого растения, росшего в небольшой канавке в Санта Катарина в Бразилии, были также присланы мне Фрицем Мюллером. У длинностолбчатой формы выступающее рыльце расположено немного выше уровня выступающих пыльников другой формы; между тем, у короткостолбчатой формы оно расположено на одном уровне с пыльниками другой формы. Таким образом, отсутствие [здесь] прямого соответствия в высоте между рыльцами и пыльниками двух форм обратно тому, что имеет место у Hedyotis. Длина длинностолбчатого пестика относится к таковой короткостолбчатого, как 100 к 36, а его расходящиеся рыльца длиннее рылец короткостолбчатой формы на целую треть их собственной длины. Пыльники короткостолбчатой формы несколько крупнее, а диаметр зерен пыльцы относится к таковому длинностолбчатой формы, как 100 к 80.

Cinchona micrantha (*Rubiaceae*)

Засушенные экземпляры обеих форм этого растения были присланы мне из Кью.* У длинностолбчатой формы верхушка рыльца расположена как раз над основанием волосистых лопастей венчика, в то время как верхушки пыльников расположены почти на половине длины трубки венчика. Длина пестика относится к таковой короткостолбчатой формы, как 100 к 38. У последней пыльники занимают то же положение, что и рыльце у первой формы, и они значительно длиннее, чем пыльники длинностолбчатой формы. Так как верхушка рыльца короткостолбчатой формы стоит ниже основания пыльников, расположенных на половине длины венчика, то столбик у этой формы крайне укорочен; его длина относится к длине длинностолбчатого, на изученных экземплярах, всего как 5,3 к 100! Рыльце у короткостолбчатой формы также значительно короче, чем у длинностолбчатой, их отношение 57 к 100. Зерна пыльцы короткостолбчатых цветов, после размачивания в воде, были несколько больше,— приблизительно в отношении 100 к 91,— чем таковые длинностолбчатых цветов, и они более треугольны, с более выступающими углами. Так как все зерна пыльцы короткостолбчатых цветов отличались этим и так как они оставались в воде три дня, я убежден, что это различие в форме двух групп зерен не может быть отнесено за счет неравного разбухания в воде.

* Мое внимание было привлечено к этому растению заимствованным у Говарда («Quinologia», табл. 3) рисунком, данным м-ром Маркгэмом в его «Travels in Peru», стр. 539.

Фриц Мюллер сообщил мне еще, что сверх нескольких уже упомянутых родов Rubiaceae, гетеростильны также два или три вида Psychotria [65] и *Rudgea eriantha*, родом из Санта Катарина в Бразилии, а также *Manettia bicolor*.[66] Могу добавить, что когда-то я опылил в моей оранжерее несколько цветов на растении последнего вида их собственной пыльцой, но они не дали ни одного плода. Судя по описаниям Уайта и Арнотта, повидимому, едва ли можно сомневаться в том, что Knoxia в Индии гетеростильна, а Аза Грей убежден, что это имеет место в Соед. Штатах и у Diodia и Spermacoce. Наконец, из описаний м-ра У. У. Бэйли * следует, что мексиканская *Bouvardia leiantha* гетеростильна.

В общем, в настоящее время мы знаем 17 гетеростильных родов в большом семействе Rubiaceae, хотя необходимы еще дополнительные данные в отношении некоторых из них, особенно относительно упомянутых в последнем параграфе, прежде чем чувствовать себя вполне уверенным в этом. В «Genera Plantarum» Бентама и Гукера Rubiaceae подразделяются на 25 триб, содержащих 337 родов, и необходимо отметить, что известные до сих пор гетеростильные роды не сгруппированы в одной или двух из этих триб, но рассеяны не менее чем в восьми из них. Из этого факта мы можем заключить, что большинство из этих родов приобрело свою гетеростильную структуру независимо один от другого, т. е. они не унаследовали этой структуры от какого-либо одного или даже двух или трех общих предков. Далее следует отметить, что в гомостильных родах, как сообщил мне профессор Аза Грей, тычинки либо высовываются, либо заключены внутри трубки венчика, [но] почти постоянным [для этого рода] образом, так что этот признак, который не имеет даже видового значения у гетеростильных видов, приобретает часто родовое значение у других представителей семейства.

* «Bull. of the Torrey Bot. Club», 1876, p. 106.

ГЛАВА IV

ГЕТЕРОСТИЛЬНЫЕ ТРИМОРФНЫЕ РАСТЕНИЯ

Lythrum salicaria.— Описание трех форм.— Их способность к взаимному опылению и сложный способ его.— Возможны восемнадцать различных союзов.— Среднестолбчатая форма по своей природе исключительно женская.— *Lythrum Graefferi* также триморфен.— *L. thymifolia* диморфен.— *L. hyssopifolia* гомостилен.— *Nesaea verticillata* триморфна.— Lagerstroemia, ее природа сомнительна.— Триморфные виды Oxalis.— *O. Valdiviana*.— *O. Regnellii*, иллегитимные союзы совершенно бесплодны.— *O. speciosa*.— *O. sensitiva*.— Гомостильные виды Oxalis.— Pontederia, единственный род однодольных, о котором известно, что он включает гетеростильные виды.

В предыдущих главах были описаны различные гетеростильные диморфные растения; теперь мы переходим к гетеростильным триморфным растениям, т. е. таким, которые имеют три формы. Они наблюдались в трех семействах и состоят из видов Lythrum и близкого к нему рода Nesaea, а также видов Oxalis и Pontederia. По способу их опыления эти растения представляют наиболее замечательный случай из всех, какие известны среди других растений или животных.

Lythrum salicaria.— Пестик каждой формы отличается от пестиков остальных двух форм, и в каждой имеются две группы тычинок, различных по виду и функции. Однако одна из групп тычинок каждой формы соответствует какой-либо группе в одной из двух других форм. Итак, этот вид имеет три женских особи, или три женских органа, и три группы мужских органов, настолько отличающихся один от другого, как если бы они принадлежали к различным видам; если же принять во внимание и более мелкие функциональные различия, то имеется пять различных мужских групп. Два из трех гермафродитов должны сосуществовать и пыльца должна переноситься насекомыми взаимно с одного на другой для того, чтобы каждый из двух был вполне плодовит; если, однако, не все три формы сосуществуют, две группы тычинок становятся излишними и организация вида в целом оказывается несовершенной. С другой стороны, если все три гермафродита сосуществуют и пыльца переносится с одного на другой, то схема оказывается совершенной,— тогда не происходит растраты пыльцы и ложного взаимоприспособления. Короче говоря, природа предписала в высшей степени сложные брачные отношения, а именно тройной союз между тремя гермафродитами,— каждый решительно отличается по своим женским органам от двух других, а частично и по своим мужским органам, и каждый снабжен двумя группами мужских органов.

Три формы могут быть удобно названы,— вследствие неодинаковой длины их пестиков,— *длинностолбчатой*, *среднестолбчатой* и *короткостолбчатой*. Тычинки также неравной длины и могут быть на-

званы: *самые длинные*, *среднедлинные* и *самые короткие*. В каждой форме имеются по две группы тычинок различной длины. Наличие трех форм впервые наблюдал Вошэ, * а затем более тщательно Виртген, но так как эти ботаники не руководились какой-либо теорией или даже

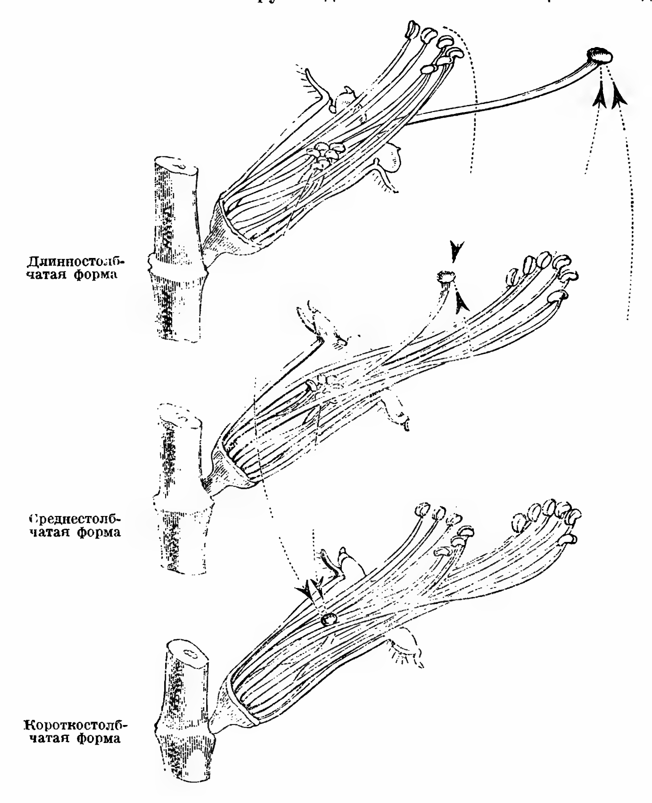


Рис. 10. Цветы трех форм *Lythrum salicaria* в их естественном положении

Лепестки и [половина] чашечки, обращенные к читателю, удалены; увеличено в шесть раз. Пунктирные линии со стрелками показывают направления, в которых должна быть перенесена пыльца на каждое рыльце, чтобы обеспечить полную плодовитость.

предположением об их функциональных различиях, то они не заметили некоторых наиболее любопытных пунктов в различии их структур.

* «Hist. Phys. des Plantes d'Europe», t. II, 1841, p. 371. — Wirtgen, «Ueber *Lythrum sali aria* und dessen Formen», «Verhand. des naturhist. Vereins für preuss. Rhneil.», 5. Jahrgang, 1848, S. 7.

Я сначала кратко опишу три формы с помощью прилагаемого рисунка, который изображает цветы, увеличенные в шесть раз, в их естественном положении, причем обращенные к читателю лепестки и [половина] чашечки удалены.

Длинностолбчатая форма.— Эта форма сразу узнается по длине ее пестика, который (вместе с завязью) на целую треть длиннее пестика среднестолбчатой формы и более чем втрое длиннее пестика короткостолбчатой формы. Он настолько непропорционально длинен, что в почке высовывается между сложенными еще лепестками. Он значительно превосходит среднедлинные тычинки; его конец несколько провисает, но само рыльце слегка загнуто вверх. Шаровидное рыльце значительно больше рылец двух других форм и сосочки на его поверхности обычно также длиннее. Шесть среднедлинных тычинок подымаются приблизительно до двух третей длины пестика и соответствуют по длине пестику среднестолбчатой формы. Такое соответствие в этой и двух следующих формах обычно является очень точным; разница, если она где и наблюдается, обыкновенно обусловлена слабым излишком в длине тычинок. Шесть самых коротких тычинок лежат скрытыми внутри чашечки, их концы загнуты вверх; они располагаются в последовательном порядке по своей длине, так что образуют двойной ряд. Пыльники этих тычинок меньше, чем пыльники среднедлинных. Пыльца одинакового желтого цвета у обеих групп. Г. Мюллер * измерил зерна пыльцы всех трех форм, и его измерения, очевидно, более надежны, чем сделанные мною раньше; поэтому я приведу их. Числа даны в делениях микрометра, равных $^1/_{300}$ мм. Диаметры разбухших в воде зерен пыльцы среднедлинных тычинок равны $7—7^1/_2$, самых коротких тычинок $6—6^1/_2$, т. е. [относятся друг к другу], как 100 к 86. Коробочки этой формы содержат в среднем по 93 семени; каким образом было получено это среднее, будет вскоре объяснено. Когда эти семена были очищены, то они оказались крупнее, чем семена среднестолбчатой и короткостолбчатой форм. 100 из них были положены на хорошие весы, и методом двойного взвешивания было установлено, что вес их равен [весу] 121 среднестолбчатых семян и 142 короткостолбчатых, так что пять длинностолбчатых семян равны по весу почти шести среднестолбчатым или семи короткостолбчатым семенам.

Среднестолбчатая форма.— Пестик занимает положение, изображенное на рисунке; его конец довольно сильно загнут вверх, но [у разных экземпляров] в различной степени; рыльце расположено между пыльниками самых длинных и самых коротких тычинок. Шесть самых длинных тычинок соответствуют по длине пестику длинностолбчатой формы; их нити окрашены в яркорозовый цвет; пыльники окрашены в темный цвет, но так как они содержат яркозеленую пыльцу и рано лопаются, то кажутся изумрудно-зелеными. Таким образом, по общему виду эти тычинки очень непохожи на среднедлинные тычинки длинностолбчатой формы. Шесть самых коротких тычинок заключены внутри чашечки и сходны во всех отношениях с самыми короткими тычинками длинностолбчатой формы; обе эти группы соответствуют по длине короткому пестику короткостолбчатой формы. Диаметры зеленых зерен пыльцы самых длинных тычинок равны 9—10 [делениям микрометра], в то время как диаметры желтых зерен самых коротких тычинок равны всего 6, т. е. [они относятся], как 100 к 63. Однако зерна пыльцы с раз-

* «Die Befruchtung der Blumen», 1873. S. 193.

личных растений казались мне как в этом случае, так и в других, до известной степени варьирующими по размерам. Коробочки содержат в среднем по 130 семян, но, быть может, как мы увидим в дальнейшем, это среднее слишком высоко. Сами семена, как уже ранее отмечалось, меньше, чем у длинностолбчатой формы.

Короткостолбчатая форма.— Здесь пестик очень короток, меньше даже одной трети длины пестика длинностолбчатой формы. Он заключен внутри чашечки, которая, в отличие от двух других форм, совершенно не заключает внутри себя пыльников. Конец пестика обычно загнут кверху под прямым углом. Шесть самых длинных тычинок, с их розовыми нитями и зеленой пыльцой, сходны с соответствующими тычинками среднестолбчатой формы. Однако, согласно Г. Мюллеру, их зерна пыльцы немного крупнее, а именно $9^1/_2$—$10^1/_2$ вместо 9—10 [делений микрометра] в диаметре. Шесть среднедлинных тычинок, с их неокрашенными нитями и желтой пыльцой, сходны по размерам их зерен пыльцы и во всех других отношениях с соответствующими тычинками длинностолбчатой формы. Разница в диаметрах зерен пыльцы двух групп пыльников короткостолбчатой формы выражается отношением 100 к 73. Коробочки содержат в среднем меньше семян, чем каждая из предыдущих форм, а именно 83,5, и семена значительно мельче. В последнем отношении, но не в числе их, наблюдаются градации, параллельные таковым в длине пестика: длинностолбчатые имеют самые крупные семена, среднестолбчатые — средние по величине, а короткостолбчатые — самые мелкие.

Мы видим, таким образом, что это растение существуют в виде трех женских форм, которые отличаются по длине и кривизне столбика, по размерам и состоянию рыльца и по числу и размерам семян. Всего имеется тридцать шесть самцов, или тычинок, и они могут быть разделены на три группы по двенадцати в каждой, отличающиеся друг от друга по длине, кривизне, окраске нитей, по размерам пыльников и особенно по окраске и диаметру зерен пыльцы. Каждая форма имеет полдюжины одного типа тычинок и полдюжины другого типа, но не всех трех типов. Три типа тычинок соответствуют по длине трем типам пестиков: всегда половина тычинок двух форм соответствует пестику третьей формы. Следующая таблица диаметров набухших в воде зерен пыльцы из обеих групп тычинок всех трех форм заимствована у Г. Мюллера; они расположены в порядке их размеров:

Зерна	пыльцы	самых	длинных	тычинок	короткостолбчатой	формы . . .	$9^1/_2$—$10^1/_2$
»	»	»	»	»	среднестолбчатой	» . . .	9—10
»	»	среднедлинных		тычинок	длинностолбчатой	» . . .	7—$7^1/_2$
»	»	»	»	»	короткостолбчатой	»	7—$7^1/_2$
»	»	самых	коротких	тычинок	длинностолбчатой	» . . .	6—$6^1/_2$
»	»	«	»	»	среднестолбчатой	»	6—6

Мы видим, что самые крупные зерна пыльцы получаются на самых длинных тычинках, а самые маленькие — на самых коротких, наибольшая разница в диаметре между ними равна отношению 100 к 60.

Среднее число семян у трех форм было установлено подсчетом их в восьми тщательно отобранных коробочках, взятых с растений, росших дико, и результат был, как мы видели, для длинностолбчатых (пренебрегая десятыми) — 93, среднестолбчатых — 130 и короткостолбчатых — 83. Я не доверял бы этим цифрам, если бы не имел некоторого количества растений в моем саду, которые, хотя вследствие своей молодости и не давали полного урожая семян, все были одного

возраста, росли в одинаковых условиях и свободно посещались пчелами. Я взял по шести хороших коробочек с каждого и нашел средние: для длинностолбчатых 80, для среднестолбчатых 97 и для короткостолбчатых 61. Наконец, легитимные союзы между тремя формами, произведенные мною, дали, как можно видеть из нижеследующих таблиц, для длинностолбчатых в среднем 90 семян, для среднестолбчатых — 117 и для короткостолбчатых—71. Таким образом, мы имеем хорошо совпадающие доказательства разницы в среднем урожае семян у трех форм. Чтобы показать, что союзы, осуществлявшиеся мною, давали часто полный эффект и являются надежными, я могу сообщить, что одна среднестолбчатая коробочка содержала 151 хорошее семя, т. е. то же самое число, что и самая лучшая из исследованных мною диких коробочек. Некоторые искусственно опыленные коротко- и длинностолбчатые коробочки дали большее число семян, чем это когда-либо наблюдалось мною у диких растений той же формы, но последних я исследовал немного. Это растение, могу добавить, является замечательным примером того, насколько глубоко мы невежественны относительно условий жизни какого-либо вида. Оно растет дико «в сырых канавах, на мокрых местах и особенно по берегам ручьев», и хотя оно образует такую массу мелких семян, оно все-таки никогда не распространяется на соседние земли; однако посаженное в моем саду на глинистую почву, лежащую поверх мела и настолько сухую, что нигде на ней не найти ситников, оно развивается пышно, вырастая свыше шести футов в вышину, дает самосев и (что является еще более серьезным доказательством) так же плодовито, как и в естественных условиях. Тем не менее, было бы почти чудом найти это растение растущим спонтанно на такой земле, как в моем саду.

По Вошэ и Виртгену, все три формы сосуществуют по всей Европе. Мои друзья собрали для меня в северном Уэльсе некоторое количество ветвей отдельных растений, росших друг подле друга, и расклассифицировали их. Мой сын сделал то же в Гемпшире, и вот результаты:

Таблица 22

	Длинностолбчатые	Среднестолбчатые	Коротко-столбчатые	Всего
Северный Уэльс	95	97	72	264
Гемпшир	53	38	38	129
Всего	148	135	110	393

Если бы было собрано вдвое или втрое больше, то три формы оказались бы, вероятно, почти в одинаковых количествах; я прихожу к такому заключению на основании приведенных чисел, а также на основании того, что, как говорил мне мой сын, если бы он собирал на другом месте, то наверное преобладали бы среднестолбчатые растения. Я высевал много раз маленькие порции семян и выращивал все три формы, но я допустил оплошность, не отмечая родительскую форму, за исключением одного случая, когда я вырастил из семян короткостолбчатого растения 12 растений, из которых только одно оказалось длинностолбчатым, 4 — среднестолбчатыми и 7— короткостолбчатыми.

По два растения каждой формы были защищены от доступа насекомых в течение двух следующих друг за другом лет, и осенью они принесли очень мало коробочек и представляли замечательный контраст с соседними незащищенными растениями, густо покрытыми коробочками. В 1863 году одно защищенное длинностолбчатое растение дало только пять бедных семенами коробочек; два среднестолбчатых растения образовали вместе такое же число коробочек, а два короткостолбчатых растения — только одну. Эти коробочки содержали очень мало семян, хотя растения и были вполне продуктивны при искусственном опылении под сеткой. В природе цветы постоянно посещаются благодаря своему нектару домашними и другими пчелами, различными двукрылыми и чешуекрылыми.* Нектар выделяется вокруг основания завязи; образуется проход вдоль верхнего внутреннего края цветка путем бокового изгиба (не изображенного на диаграмме) базальных частей нитей, так что насекомые неизменно садятся на торчащие тычинки и пестик и вводят свои хоботки вдоль верхнего внутреннего края венчика. Нам понятно теперь, почему концы тычинок с их пыльниками и концы пестиков с их рыльцами немного загнуты кверху, — благодаря этому нижняя волосистая поверхность тела насекомого обтирает их как щеткой. Самые короткие тычинки, заключенные внутри чашечки длинно- и среднестолбчатой форм, могут быть задеты только хоботками и узким подбородком пчелы; поэтому их концы сильнее загнуты и их длина последовательно уменьшается, так что они образуют узкий ряд, который наверное будет задет вводимым [в цветок] тонким хоботком. Пыльники более длинных тычинок расположены по бокам значительно дальше и находятся все почти на одном уровне, так как они должны касаться тела насекомого во всю его ширину. У очень многих других цветов пестик либо тычинки, либо тот и другие загнуты под прямым углом на одну сторону цветка. Этот изгиб может быть постоянным, как у Lythrum и многих других, или, как у *Dictamnus fraxinella* и других, может являться результатом временного движения, совершаемого тычинками во время растрескивания пыльников и пестиком в тот момент, когда рыльце созрело; но эти два движения не всегда происходят одновременно в одном и том же цветке. Я до сих пор не встречал исключений из правила, что если тычинки и пестик изогнуты, то этот изгиб направлен в ту сторону цветка, которая выделяет нектар, даже в том случае, если имеется рудиментарный нектарник больших размеров на противоположной стороне, как у некоторых видов Corydalis. Если нектар выделяется со всех сторон, то они изгибаются в ту сторону, где структура цветка допускает наиболее легкий доступ к нему, как у Lythrum, различных Papilionaceae и других. Правило, следовательно, таково, что если пестики и тычинки искривлены или загнуты, то рыльца и пыльники выносятся благодаря этому на дорожку, ведущую к нектару. Есть несколько случаев, которые кажутся исключением из этого правила, но в действительности они не являются таковыми, например, у лилейного Gloriosa рыльце своеобразным прямоугольным изгибом пестика ведет не к одной из дорожек, направленных снаружи к выделяющим нектар углублениям в цветке, а к круговой дороге, которой насекомое следует при переходе от одного нектарника к другому. У *Scrophularia aquatica* пестик загнут в обратную сторону от зева венчика, но благодаря этому он касается

* Г. Мюллер дает список видов: «Die Befruchtung der Blumen», S. 196. Кажется, одна пчела, *Cilissa melanura*,[67] особенно связана с этим растением.

покрытой пыльцой груди ос, обычно посещающих эти вонючие цветы. Во всех этих случаях мы видим доминирующее влияние насекомых на структуру цветов, особенно — с неправильным венчиком. Цветы, опыляемые ветром, конечно, должны быть исключены, но я не знаю ни одного неправильного цветка, который бы опылялся таким образом.

Следует отметить еще один пункт. У каждой из трех форм две группы тычинок соответствуют по длине пестикам двух других форм. Когда пчелы сосут цветы, они трут своим брюшком и внутренней стороной задних ног пыльники самых длинных тычинок, несущие зеленую пыльцу; то же происходит и с рыльцем длинностолбчатой формы. Пыльники среднедлинных тычинок и рыльца среднестолбчатой формы трутся о нижнюю часть торакса и между передней парой ног. И, наконец, пыльники самых коротких тычинок и рыльце короткостолбчатой формы трутся о хоботок и подбородок, так как пчелы при сосании цветов вводят в цветок только переднюю часть своей головы. Ловя пчел, я замечал много зеленой пыльцы на внутренней стороне задних ног и на брюшке и много желтой пыльцы на нижней стороне торакса. Пыльца имелась также на подбородке и, можно думать, на хоботке, но ее трудно было наблюдать. Я имею, однако, совершенно независимое доказательство того, что пыльца переносится на хоботке, а именно — небольшая веточка защищенного короткостолбчатого растения (которое спонтанно дало только две коробочки) была случайно прижата в течение нескольких дней к сетке и тут можно было наблюдать пчел, просовывающих свои хоботки сквозь ячеи сетки; в результате же этого на одной этой небольшой ветке образовалась масса коробочек. Из этих различных фактов следует, что обычно насекомые переносят пыльцу каждой формы с тычинок на пестик соответствующей длины, и мы сейчас увидим всю важность такого приспособления. Нельзя, однако,думать, что пчелы не могут быть более или менее целиком запылены различными сортами пыльцы,— можно видеть, что это случается с зеленой пыльцой самых длинных тычинок. Больше того, сейчас будет описан случай, когда одно длинностолбчатое растение образовало множество коробочек, хотя росло совершенно одиноко, и цветы должны были быть опылены своими собственными двумя сортами пыльцы; но эти коробочки содержали в среднем ничтожное число семян. Следовательно, насекомые, главным образом пчелы, действуют и как переносчики пыльцы вообще и как специальные переносчики надлежащего сорта [пыльцы]. Виртген отмечает,* что у этого растения ветвление стебля, длина прицветников, размеры лепестков и многие другие признаки изменчивы.

Растения, росшие в моем саду, располагали свои листья, чрезвычайно разнообразные по форме, супротивно, очередно или мутовками по три. В последнем случае стебли были шестигранными, а у других экземпляров они были четырехгранными. Но нас интересуют, главным образом, органы воспроизведения: изгиб пестика вверх очень изменчив, особенно у короткостолбчатой формы, у которой он иногда бывает прямым, иногда слабо искривленным, обычно же изогнутым под прямым углом. Рыльце длинностолбчатого пестика часто имеет более длинные сосочки, т. е. бывает более шероховатым, чем рыльце среднестолбчатого, а последнее [в свою очередь, более], чем рыльце короткостолбчатого; но этот признак, столь неизменный и однообразный у двух

* «Verhand. des naturhist. Vereins für Pr. Rheinl.», 5 Jahrgang, 1848, S. 11, 13.

форм *Primula veris* и пр., здесь изменчив, — так, я наблюдал среднестолбчатые рыльца более шероховатые, чем длинностолбчатые.* Степень отличия самых длинных и среднедлинных тычинок друг от друга по длине и изгибу их концов вверх весьма изменчива, иногда они все одинаковой длины. Цвет зеленой пыльцы самых длинных тычинок изменчив, будучи иногда бледным зеленовато-желтым; у одного короткостолбчатого растения она была почти белой. Зерна пыльцы слабо варьируют по величине: я исследовал одно короткостолбчатое растение с зернами пыльцы, величина которых была выше средней; я видел также длинностолбчатое растение, у которого зерна пыльцы среднедлинных и самых коротких пыльников были одного размера. Мы видим здесь большую изменчивость многих важных признаков, а если некоторые из этих изменений полезны растению или находятся в коррелятивной зависимости с полезными функциональными различиями, то, значит, вид находится в таком состоянии, в котором естественный отбор легко может значительно видоизменить его.

О способности трех форм к взаимному оплодотворению

Ничто не показывает яснее необычайной сложности репродуктивной системы этого растения, как необходимость проделать восемнадцать различных соединений, чтобы выяснить относительную способность трех форм к оплодотворению. Длинностолбчатую форму приходится опылять пыльцой ее собственных двух сортов пыльников, двух сортов среднестолбчатой и двух — короткостолбчатой формы. То же необходимо повторить со среднестолбчатой и короткостолбчатой формами. Можно было бы подумать, что достаточно испытать на каждом рыльце зеленую пыльцу самых длинных тычинок, например, со средне- или с короткостолбчатого цветка, но не с каждого из них, но результаты показывают, что этого недостаточно и что необходимо испытать на каждом рыльце все шесть сортов пыльцы. Так как при опылении цветов всегда бывает некоторое количество неудач, то весьма уместно было бы повторить каждый из восемнадцати союзов раз по двадцать, но труд был бы слишком велик; я произвел 223 соединения, т. е. в среднем я опылил более двенадцати цветов каждым из восемнадцати различных способов. Каждый цветок кастрировался; соседние почки удалялись, так что цветы могли быть надежно отмечены ниткой, шерстью и т. п., и после каждого опыления рыльце исследовалось при помощи лупы, чтобы убедиться, что на него попало достаточно пыльцы. Растения всех трех форм защищались в течение двух лет большой сеткой, натянутой на раму; в течение одного или обоих лет бралось по два растения, чтобы избежать индивидуальных особенностей одного какого-нибудь экземпляра. Как только цветы увядали, сетки удалялись, а осенью коробочки ежедневно осматривались и собирались, зрелые семена подсчитывались под микроскопом. Я привел эти подробности, чтобы можно было доверять нижеследующим таблицам, и в качестве извинения в двух ошибках, которые, я думаю, были допущены. На эти ошибки сделана ссылка, с указанием их вероятного источника, в двух примечаниях к таблицам. Ошибочные числа, однако, внесены в таблицы,

* Растения, которые я наблюдал, росли в моем саду и, вероятно, варьировали несколько сильнее, чем те, которые росли в естественных условиях. Г. Мюллер описал рыльца всех трех форм очень тщательно и, повидимому, нашел, что сосочки на рыльцах постоянно отличаются по длине и структуре у трех форм, будучи наиболее длинными у длинностолбчатой формы.

чтобы не предположили, что я в каком-либо случае подделал результаты.

Следует сказать несколько пояснительных слов к этим трем таблицам. Каждая посвящена одной из трех форм и разделена на шесть рубрик. В каждой таблице две верхних рубрики показывают число хороших семян, полученных в результате нанесения на рыльце пыльцы двух групп тычинок, соответствующих по длине пестику данной формы, но образовавшихся на двух других формах. Такие союзы носят легитимный характер. Две нижерасположенные рубрики показывают результат нанесения пыльцы двух групп тычинок, не соответствующих по длине пестику, но образовавшихся на других двух формах. Это иллегитимные союзы. Две самые нижние рубрики показывают результат нанесения двух сортов собственной пыльцы данной формы из двух групп тычинок, свойственных этой же форме и не равных пестику по длине. Эти союзы также иллегитимны. Примененное здесь выражение «собственная пыльца данной формы» не означает пыльцу опыляемого цветка,—последняя никогда для этого не употреблялась,— но пыльцу другого цветка того же растения или, еще чаще, другого растения той же формы. Цифра (0) означает, что коробочек не образовалось, или если и образовалась коробочка, то она не содержала хороших семян. Кое-где в каждом столбце цифр каждой рубрики можно видеть короткую горизонтальную черту: союзы над ней были произведены в 1862 году, а под ней — в 1863 г. На это важно обратить внимание, так как это показывает, что одни и те же общие результаты были получены последовательно в течение двух лет, особенно же потому, что 1863 год был очень жарким и сухим, и растения по временам поливались. Это обстоятельство не помешало получению полного урожая семян от более плодовитых союзов, но оно сделало менее плодовитые еще более стерильными, чем они были бы при других условиях. Я наблюдал поразительные примеры этого при осуществлении иллегитимных и легитимных союзов у Primula, и хорошо известно, что жизненные условия должны быть в высшей степени благоприятными для того, чтобы дать какую-либо вероятность успеха в получении гибридов между трудно скрещивающимися видами.

ТАБЛИЦА 23

Длинностолбчатая форма

I		II		
Легитимный союз		*Легитимный союз*		
13 цветов было опылено самыми длинными тычинками среднестолбчатой формы. Эти тычинки равнялись по длине пестику длинностолбчатой формы.		13 цветов было опылено самыми длинными тычинками коротностолбчатой формы. Эти тычинки равнялись по длине пестику длинностолбчатой формы.		
Продукция хороших семян в каждой коробочке		Продукция хороших семян в каждой коробочке		
36	53	159		104
81	0	43		119
0	0	96	плохих семян	96
0	0	103		99
0	0	0		131
——	0	0		116
45		——		
41		114		
38% этих цветов образовали коробочки. Каждая коробочка содержала в среднем 51,2 семени.		84% этих цветов образовали коробочки. Каждая коробочка содержала в среднем 107,3 семени.		

Таблица 23

Длинностолбчатая форма

(Продолжение)

III

Иллегитимный союз

14 цветов было опылено самыми короткими тычинками среднестолбчатой формы.

3	0
0	0
0	0
0	0
0	0
—	0
0	0
0	

Слишком стерилен для выведения средней.

IV

Иллегитимный союз

12 цветов было опылено среднедлинными тычинками короткостолбчатой формы.

20	0
0	0
0	0
0	0
—	0
0	0
0	

Слишком стерилен для выведения средней.

V

Иллегитимный союз

15 цветов было опылено среднедлинными тычинками своей собственной формы.

2	—
10	0
23	0
0	0
0	0
0	0
0	0
0	0

Слишком стерилен для выведения средней.

VI

Иллегитимный союз

15 цветов было опылено самыми короткими тычинками своей собственной формы.

4	—
8	0
4	0
0	0
0	0
0	0
0	0
0	0

Слишком стерилен для выведения средней.

Кроме приведенных опытов, я опылил значительное число длинностолбчатых цветов пыльцой их собственной формы, — взятой кисточкой из верблюжьего волоса, — со среднедлинных и самых коротких тычинок: образовалось только 5 коробочек, и они принесли в среднем по 14,5 семени. В 1863 году я поставил значительно более удачный опыт: длинностолбчатое растение росло одиноко на расстоянии нескольких миль от какого-либо другого растения, так что цветы получали только свою собственную пыльцу двух сортов. Цветы беспрестанно посещались пчелами, и их рыльца в наиболее благоприятные дни и в наиболее благоприятные часы получали последовательные добавочные порции пыльцы: каждый, кто скрещивал растения, знает, что это чрезвычайно благоприятствует опылению. Это растение дало обильный урожай коробочек; я взял наудачу 20 коробочек и они содержали следующие количества семян:

20	20	35	21	19
26	24	12	23	10
7	30	27	29	13
20	12	29	19	35

Это дает в среднем 21,5 семени на коробочку. Так как мы знаем, что длинностолбчатая форма, расположенная рядом с растениями двух других форм и опыленная насекомыми, образует в среднем 93 семени на коробочку, то получается, что эта же форма, опыленная собственными двумя сортами пыльцы, дает только от одной четверти до одной пятой полного количества семян. Я сказал: если растение получило оба своих сорта пыльцы, — и это действительно возможно; однако, вследствие скрытого положения самых коротких тычинок, гораздо более вероятно, что рыльце получает пыльцу исключительно среднедлинных тычинок, а это — наиболее плодовитый из двух союзов с пыльцой своей же формы, как это можно видеть из рубрики V таблицы 23.

Таблица 24

Среднестолбчатая форма

I

Легитимный союз

12 цветов было опылено среднедлинными тычинками длинностолбчатой формы. Эти тычинки равны по длине пестику среднестолбчатой формы.

В каждой коробочке образовалось хороших семян

138	122
149	50
147	151
109	119
133	138
144	0
—	

92 % цветов (вероятно, 100 %) дали коробочки. Каждая коробочка содержала в среднем 127,3 семени.

II

Легитимный союз

12 цветов было опылено среднедлинными тычинками короткостолбчатой формы. Эти тычинки равны по длине пестику среднестолбчатой формы.

В каждой коробочке образовалось хороших семян

112	109
130	143
143	124
100	145
33	12
	141
104	

100 % цветов дали коробочки. Каждая содержала в среднем 108,0 семян, или, исключая коробочки, содержавшие менее, чем 20 семян, в среднем 116,7 семени.

III

Иллегитимный союз

13 цветов было опылено самыми короткими тычинками длинностолбчатой формы.

83	12	
0	19	небольшие плохие семена
0	85	
—	0	
44	0	
44	0	
45	0	

54 % цветов дали коробочки. Каждая коробочка содержала в среднем 47,4 семени, или, отбрасывая коробочки, содержавшие менее чем 20 семян, в среднем 60,2 семени.

IV

Иллегитимный союз

15 цветов было опылено самыми длинными тычинками короткостолбчатой формы.

130	86
115	113
14	29
6	17
2	113
9	79
—	128
132	0

93 % цветов дали коробочки. Каждая коробочка содержала в среднем 69,5 семени, или, отбрасывая коробочки, содержавшие менее чем 20 семян, в среднем 102,8 семени.

ТАБЛИЦА 24

Среднестолбчатая форма

(Продолжение)

V	VI
Иллегитимный союз	*Иллегитимный союз*
12 цветов было опылено самыми длинными тычинками собственной формы.	12 цветов было опылено самыми короткими тычинками собственной формы.
92 — 0	0 — 0
9 — 0	0 — 0
63 — 0	0 — 0
0	— — 0
136 ? * — 0	0 — 0
0 — 0	0 — 0
0	0
Исключая коробочку с 136 семенами, 25 % цветов дали коробочки. Каждая коробочка содержала в среднем 54,6 семени, или, отбрасывая коробочки, содержавшие менее чем 20 семян, в среднем 77,5.	Ни в одном из цветов не образовалось коробочек.

Кроме опытов, показанных в приведенной таблице, я опылил значительное количество среднестолбчатых цветов пыльцой их собственной формы, взятой кисточкой из верблюжьего волоса с самых длинных и с самых коротких тычинок: образовалось только 5 коробочек, содержавших в среднем по 11,0 семян.

ТАБЛИЦА 25

Короткостолбчатая форма

I	II
Легитимный союз	*Легитимный союз*
12 цветов было опылено самыми короткими тычинками длинностолбчатой формы. Эти тычинки равны по длине пестику короткостолбчатой формы.	13 цветов было опылено самыми короткими тычинками среднестолбчатой формы. Эти тычинки равны по длине пестику короткостолбчатой формы.
69 — 56	93 — 69
61 — 88	77 — 69
88 — 112	48 — 53
66 — 111	43 — 9
0 — 62	0 — 0
0 — 100	0 — 0
—	0
83 % цветов дали коробочки. Каждая коробочка содержала в среднем 81,3 семени.	61 % цветов дал коробочки. Каждая коробочка содержала в среднем 64,6 семени.

* Я почти не сомневаюсь в том, что это число 136 семян в V рубрике является результатом грубой ошибки. Цветы, которые должны были быть опылены самыми длинными тычинками собственной формы, сначала были отмечены «белой ниткой», а те, которые должны были быть опылены среднедлинными тычинками длинностолбчатой формы,—«белым шелком»; цветок, опыленный последним способом, должен был бы дать около 136 семян, и можно заметить, что одного такого плода нехватает в конце рубрики I. Поэтому я почти не сомневаюсь, что я опылил цветок, отмеченный «белой ниткой», так как если бы он был отмечен «белым шелком». Что касается коро-

Таблица 25

Короткостолбчатая форма

(Продолжение)

III

Иллегитимный союз

10 цветов было опылено среднедлинными тычинками длинностолбчатой формы.

0	14
0	0
0	0
0	0
——	0
23	

Слишком стерилен для выведения средней.

IV

Иллегитимный союз

10 цветов было опылено самыми длинными тычинками среднестолбчатой формы.

0	0
0	0
0	0
0	0
—	0
0	

Слишком стерилен для выведения средней.

V

Иллегитимный союз

10 цветов было опылено самыми длинными тычинками своей собственной формы.

0	0
0	0
0	0
——	0
0	0
0	

Слишком стерилен для выведения средней.

VI

Иллегитимный союз

10 цветов было опылено среднедлинными тычинками своей собственной формы.

64 ? *	0
0	0
0	0
——	0
21	0
9	

Слишком стерилен для выведения средней.

бочки, давшей 92 семени в той же колонке, в которой стоят и 136, я не знаю, что и подумать. Я старался избежать падения пыльцы с верхнего цветка на нижний и не забывать после каждого опыления тщательно вытирать пинцет; однако, производя восемнадцать различных соединений, иногда в ветреные дни, досаждаемый мухами и пчелами, жужжащими вокруг, я едва ли смог избежать небольших ошибок. Однажды мне пришлось иметь возле себя третьего человека все время, чтобы мешать пчелам садиться на непокрытые растения, потому что в несколько секунд они могли бы нанести непоправимый вред. Крайне трудно также было выгнать мелких двукрылых из-под сетки. В 1862 г. я сделал большой промах, поместив среднестолбчатые и длинностолбчатые растения под одну и ту же большую сетку; в 1863 г. я избежал этой ошибки.

* Я подозреваю, что по ошибке я опылил этот цветок в VI рубрике пыльцой самых коротких тычинок длинностолбчатой формы, тогда он должен был бы дать около 64 семян. Цветы, которые должны были бы быть опылены таким образом, отмечались «черным шелком»; те же, которые должны были быть опылены пыльцой среднедлинных тычинок короткостолбчатой формы,—«черной ниткой»; вследствие этого, вероятно, и произошла ошибка.

Кроме опытов, приведенных в таблице, я опылил не особенно тщательно несколько цветов их собственной пыльцой двух сортов, но они не дали ни одной коробочки.

Краткий обзор результатов

Длинностолбчатая форма. — Двадцать шесть цветов, опыленных легитимно тычинками соответствующей длины средне- и короткостолбчатой форм, дали 61,5% коробочек, содержавших в среднем по 89,7 семени.

Двадцать шесть длинностолбчатых цветов, опыленных иллегитимно другими [не соответственными по длине] тычинками средне- и короткостолбчатой форм, дали всего лишь две очень плохих коробочки.

Тридцать длинностолбчатых цветов, опыленных иллегитимно двумя группами тычинок своей собственной формы, дали всего лишь восемь очень плохих коробочек; но длинностолбчатые цветы, опыленные пчелами пыльцой своих собственных тычинок, произвели большое число коробочек, содержавших в среднем по 21,5 семени.

Среднестолбчатая форма. — Двадцать четыре цветка, легитимно опыленные тычинками соответствующей длины длинно- и короткостолбчатой форм, дали 96% (вероятно, 100%) коробочек, содержавших (за исключением одной коробочки с 12 семенами) в среднем по 117,2 семени.

Пятнадцать среднестолбчатых цветов, опыленных иллегитимно самыми длинными тычинками короткостолбчатой формы, дали 93% коробочек, которые (за исключением четырех коробочек, содержавших меньше 20 семян) содержали в среднем по 102,8 семени.

Тринадцать среднестолбчатых цветов, опыленных иллегитимно среднедлинными * тычинками длинностолбчатой формы, дали 54% коробочек, которые (за исключением одной коробочки с 19 семенами) ** содержали в среднем по 60,2 семени.

Двенадцать среднестолбчатых цветов, опыленных иллегитимно самыми длинными тычинками своей собственной формы, дали 25% коробочек, которые (за исключением одной с 9 семенами) содержали в среднем по 77,5 семени.

Двенадцать среднестолбчатых цветов, опыленных иллегитимно самыми короткими тычинками своей собственной формы, не дали ни одной коробочки.

Короткостолбчатая форма. — Двадцать пять цветов, опыленных легитимно тычинками соответствующей длины длинно- и среднестолбчатой форм, дали 72% коробочек, которые (за исключением одной коробочки только с 9 семенами) содержали в среднем по 70,8 семени.

Двадцать короткостолбчатых цветов, опыленных иллегитимно другими тычинками длинно- и среднестолбчатой форм, дали только две плохих коробочки.

Двадцать короткостолбчатых цветов, опыленных иллегитимно своими собственными тычинками, дали только две (или, быть может, три) плохих коробочки.

* [Опечатка в английском тексте. Должно быть: «самыми короткими». См. выше табл. 24, рубрику III. — *Ред.*]

** [Очевидно, должно быть: «за исключением двух коробочек с 12 и 19 семенами». — *Ред.*]

Если мы объединим все шесть легитимных и все двенадцать иллегитимных союза, то получим следующие результаты:

Таблица 26

Тип союза	Число опыленных цветов	Число образовавшихся коробочек	Среднее число семян в коробочке	Среднее число семян на опыленный цветок
Шесть легитимных союзов	75	56	96,29	71,89
Двенадцать иллегитимных союзов	146	36	44,72	11,03

Таким образом, плодовитость легитимных союзов относится к таковой иллегитимных, если судить по отношению опыленных цветов, давших коробочки, как 100 к 33, а если судить по среднему числу семян в коробочке, то как 100 к 46.

Из этого краткого обзора и ряда предшествующих таблиц мы видим, что только пыльцой самых длинных тычинок можно полностью оплодотворить самый длинный пестик, только пыльцой среднедлинных тычинок — пестик средней длины и только пыльцой самых коротких тычинок — самый короткий пестик. Теперь мы можем понять значение почти полного соответствия между длиною пестика каждой формы и длиною группы из шести тычинок в двух других формах, так как рыльце каждой формы таким путем обтирается той частью тела насекомого, которая нагружена соответствующей пыльцой. Очевидно также, что рыльце каждой формы, опыленное тремя различными способами пыльцой самых длинных, среднедлинных и самых коротких тычинок, подвергается весьма различному воздействию, и обратно, что пыльца двенадцати самых длинных, двенадцати среднедлинных и двенадцати самых коротких тычинок действует весьма различно на каждое из трех рылец, так что здесь имеются три группы женских и мужских органов. Кроме того, в большинстве случаев шесть тычинок каждой группы несколько отличаются по их способности к опылению от шести соответствующих тычинок каждой из двух других форм. Мы можем далее вывести замечательное заключение, что чем больше неравенство между длиною пестика и группы тычинок, пыльца которых используется для его опыления, тем более усиливается стерильность союза. Из этого правила нет исключений. Чтобы понять нижеследующее, читатель должен взглянуть на таблицы 23, 24 и 25 и на рис. 10 (стр. 125). У длинностолбчатой формы самые короткие тычинки явно отличаются по длине от пестика в большей степени, чем среднедлинные тычинки, и коробочки, образующиеся при нанесении пыльцы самых коротких тычинок, содержат меньше семян, чем те, которые образовались от опыления пыльцой среднедлинных тычинок. Такой же результат получится с длинностолбчатой формой при употреблении пыльцы самых коротких тычинок среднестолбчатой формы и среднедлинных тычинок короткостолбчатой формы. То же правило сохраняет свою силу и для среднестолбчатой и короткостолбчатой формы, когда они иллегитимно опыляются пыльцой тычинок более или менее неравных по длине их пестику. Правда, разница в стерильности в этих различных случаях ничтожна, но по-

скольку мы можем судить, она всегда возрастает с увеличением неравенства в длине между пестиком и тычинками, взятыми [для опыления] в каждом данном случае.

Соответствие в длине между пестиком каждой формы и группой тычинок двух других форм является, вероятно, прямым результатом приспособления, так как оно приносит большую пользу виду, ведя к полному и легитимному опылению. Но правило увеличения стерильности иллегитимных союзов при увеличении неравенства между длиною пестиков и тычинок, взятых для опыления, может и не представлять какой-либо пользы. У некоторых гетеростильных диморфных растений разница в плодовитости двух иллегитимных союзов кажется на первый взгляд связанной с легкостью самоопыления, так что если по расположению органов склонность одной формы к самоопылению больше, чем у другой, союзу такого рода препятствует то, что он стал более стерильным, чем другой. Но это объяснение неприложимо к Lythrum, так как рыльце длинностолбчатой формы более склонно к иллегитимному опылению пыльцой своих собственных среднедлинных тычинок или пыльцой среднедлинных тычинок короткостолбчатой формы, чем своими собственными самыми короткими тычинками или таковыми среднестолбчатой формы; однако два первых союза, которые, как можно было бы ожидать, могли бы быть предотвращены увеличивающейся стерильностью, менее стерильны, чем два других союза, значительно менее легко осуществимых. То же отношение имеет место, даже в еще более поразительной степени, и у среднестолбчатой и у короткостолбчатой форм, поскольку вообще поддается сравнению крайняя стерильность всех их иллегитимных союзов. Мы приходим поэтому к выводу, что правило увеличивающейся стерильности, в соответствии с увеличивающимся неравенством между длиною пестиков и тычинок, является бесполезным и побочным результатом тех изменений, через которые вид прошел в процессе приобретения определенных признаков, приспособленных к обеспечению легитимного опыления трех форм.

Другой вывод, который может быть сделан из таблиц 23, 24 и 25 даже при беглом взгляде на них, заключается в том, что среднестолбчатая форма отличается от двух других своей значительно большей способностью к опылению различными способами. Не только все,— или все за исключением одного,— двадцать четыре цветка, легитимно опыленные тычинками соответствующей длины, дали коробочки с большим количеством семян, но и из четырех других иллегитимных опылений, опыление, произведенное самыми длинными тычинками короткостолбчатой формы, было очень плодотворным, хотя и в меньшей степени, чем два легитимных опыления, а опыление среднедлинными тычинками длинностолбчатой формы было плодовитым в значительной степени; остальные два иллегитимных опыления, а именно — пыльцой собственной формы, были стерильны, но в различной степени. Таким образом, среднестолбчатая форма, опыленная шестью различными возможными способами, обнаруживает пять степеней плодовитости. Сравнивая рубрики III и VI таблицы 24, можно видеть, что действие пыльцы самых коротких тычинок длинностолбчатой и среднестолбчатой форм весьма различно: в одном случае около половины опыленных цветов дало коробочки, содержавшие порядочное количество семян, в другом случае не образовалось ни одной коробочки. Весьма различна также зеленая крупнозернистая пыльца самых длинных тычинок ко-

ротко- и среднестолбчатой форм (в рубр. IV и V). В обоих этих случаях разница в действии настолько очевидна, что тут невозможно ошибиться. можно лишь найти ее дальнейшее подтверждение. Если мы взглянем на таблице 25 на легитимное действие самых коротких тычинок длинно- и среднестолбчатой форм на короткостолбчатую форму, мы также увидим подобную, но более слабо выраженную разницу: пыльца самых коротких тычинок среднестолбчатой формы дала меньшее среднее число семян за два года, 1862 и 1863, чем пыльца самых коротких тычинок длинностолбчатой формы. Далее, если мы рассмотрим на таблице 23 легитимное действие на длинностолбчатую форму зеленой пыльцы двух групп самых длинных тычинок, то обнаружим точно такой же результат, а именно — пыльца самых длинных тычинок среднестолбчатой формы дала в течение обоих лет меньше семян, чем пыльца самых длинных тычинок короткостолбчатой формы. Таким образом, несомненно, что два сорта пыльцы, производимых среднестолбчатой формой, менее потентны, чем два подобных же сорта пыльцы, производимых соответствующими тычинками двух других форм.

В тесной связи с меньшей потентностью двух сортов пыльцы среднестолбчатой формы стоит, согласно Г. Мюллеру, тот факт, что диаметр зерен обоих сортов немного меньше диаметра соответствующих зерен пыльцы, производимых двумя другими формами. Так, диаметр зерен пыльцы самых длинных тычинок среднестолбчатой формы равен 9—10, в то время как диаметр зерен пыльцы соответствующих тычинок короткостолбчатой формы равен $9^1/_2$—$10^1/_2$. Точно так же зерна пыльцы самых коротких тычинок среднестолбчатой формы имеют диаметр, равный 6, в то время как диаметр зерен пыльцы соответствующих тычинок длинностолбчатой формы равен 6—$6^1/_2$. Создается такое впечатление, будто мужские органы среднестолбчатой формы, хотя еще и не рудиментарны, имеют тенденцию к изменению в этом направлении. С другой стороны, женские органы этой формы находятся в высшей степени деятельном состоянии, так как коробочки, [полученные путем] естественного опыления, приносят гораздо более значительные количества семян, чем [полученные таким путем коробочки] двух других форм, так как почти каждый цветок, искусственно опыленный легитимным способом, дает коробочку и так как большинство иллегитимных союзов было весьма продуктивным. Таким образом, среднестолбчатая форма является по своей природе в высшей степени женской, и хотя, как только что было замечено, невозможно считать, что ее две хорошо развитые группы тычинок, производящие массу пыльцы, находятся в рудиментарном состоянии, однако вряд ли возможно не признать наличие связи между более высокой активностью женских органов этой формы и меньшей активностью и меньшими размерами ее двух сортов зерен пыльцы, как бы уравновешивающими друг друга. Весь случай кажется мне весьма любопытным.

Из таблиц 23—25 можно видеть, что некоторые из иллегитимных союзов не дали ни в один из годов ни одного семени, но, судя по длинностолбчатым растениям, можно считать вероятным, что если бы также опыление производилось повторно с помощью насекомых в самых благоприятных условиях, то в каждом случае образовалось бы небольшое количество семян. Как бы то ни было, можно быть уверенным, что во всех двенадцати иллегитимных союзах пыльцевые трубочки проникали в рыльце в течение восемнадцати часов. Вначале я думал, что два сорта пыльцы, помешенные вместе на одно и то же рыльце, быть

может, дадут больше семян, чем каждый из сортов сам по себе, но мы видели, что это не так [при опылении] двумя собственными сортами пыльцы каждой формы; это невероятно и в любом другом случае, потому что я случайно получил, употребляя только один сорт пыльцы, такое же полное число семян, какое когда-либо производят коробочки при естественном опылении. Кроме того, пыльцы из одного единственного пыльника более чем достаточно для полного опыления рыльца, так как у этого растения, как и у столь многих других, пыльцы каждого сорта образуется более чем в двенадцать раз больше, чем это необходимо для обеспечения полного опыления каждой формы. Судя по характеру запыленности тела пчел, пойманных мною на цветах, вероятно, что пыльца разных сортов часто откладывается на все три рыльца, но на основании вышеизложенных фактов относительно двух форм Primula, едва ли может быть сомнение в том, что пыльца тычинок соответствующей длины, попавшая на рыльце, будет доминировать над всяким другим сортом пыльцы и уничтожит его влияние, — даже если последний попал на рыльце несколькими часами раньше.

Итак, мы показали, что *Lythrum salicaria* представляет необыкновенный случай, когда один и тот же вид имеет трех самок, различных по строению и функции, и три или даже пять групп (если учитывать более мелкие различия) самцов, причем каждая группа состоит из полудюжины, также отличающихся друг от друга по строению и функции [самцов].

Lythrum Graefferi. — Я исследовал большое количество засушенных цветов этого вида, каждый с отдельного растения, присланных мне из Кью. Подобно *L. salicaria*, он триморфен, и три формы, повидимому, встречаются в приблизительно равных количествах. У длинностолбчатой формы пестик высовывается приблизительно на одну треть длины чашечки над ее зевом и потому относительно гораздо короче, чем у *L. salicaria*; шаровидное и волосатое рыльце больше, чем у других двух форм; шесть среднедлинных тычинок, которые постепенно уменьшаются по длине, имеют пыльники, расположенные как раз над и непосредственно под зевом чашечки; шесть самых коротких тычинок поднимаются немного выше середины чашечки. У среднестолбчатой формы рыльце торчит как раз над зевом чашечки и стоит почти на одном уровне с среднедлинными тычинками длинно- и короткостолбчатой форм; самые длинные тычинки у этой формы явственно выступают из зева чашечки и расположены немного выше уровня рыльца длинностолбчатой формы. Одним словом, не входя в дальнейшие детали, в общем строении этого вида имеется довольно полное соответствие с *L. salicaria*, но с некоторыми различиями в относительной длине частей. Тот факт, что каждому из трех пестиков соответствуют по длине две группы тычинок, развивающихся на двух других формах, здесь очевиден. У среднестолбчатой формы зерна пыльцы самых длинных тычинок имеют почти вдвое больший диаметр, чем зерна самых коротких тычинок, так что в этом отношении здесь разница больше, чем у *L. salicaria*. У длинностолбчатой формы разница в диаметре зерен пыльцы среднедлинных и самых коротких тычинок также больше, чем у *L. salicaria*. Эти сравнения, однако, нужно принимать с осторожностью, так как они сделаны на основании экземпляров, размоченных в воде после того, как они долго хранились сухими.

Lythrum thymifolia. — Эта форма, по Вошэ,* диморфна, подобно Primula, и поэтому имеет только две формы. Я получил два засушенных цветка из Кью, которые принадлежали двум формам; у одного рыльце высовывалось далеко из ча-

* «Hist. Phys. des Plantes d'Europe», tome II (1841), pp. 369, 371.

шечки, у другого оно было заключено внутри чашечки; у последней формы длина столбика была равна только одной четверти длины столбика другой формы. Имеется всего лишь шесть тычинок; они образуют по своей длине постепенно уменьшающийся ряд, и их пыльники у короткостолбчатой формы расположены немного выше рыльца, но совершенно не соответствуют по длине пестику длинностолбчатой формы. У последней тычинки немного короче таковых другой формы. Шесть тычинок чередуются с лепестками и поэтому гомологичны самым длинным тычинкам *L. salicaria* и *L. Graefferi*.

Lythrum hyssopifolia.— Об этом виде Вошэ, я думаю ошибочно, говорит, что он диморфен. Я исследовал засушенные цветы двадцати двух отдельных растений из различных местностей, присланные мне м-ром Хьюовитом Ч. Уотсоном, профессором Бабингтоном и другими. В существенном они все были сходны друг с другом, так что вид не может быть гетеростильным. Длина пестика несколько варьирует, но когда он длиннее обыкновенного, то и тычинки также обычно длиннее; в початычинки коротки и, может быть, это и сбило с толку Вошэ. Имеется от шести до девяти тычинок, которые образуют по своей длине постепенно уменьшающийся ряд. Три тычинки, которые то имеются, то отсутствуют, соответствуют шести самым коротким тычинкам *L. salicaria* и шести тычинкам, всегда отсутствующим у *L. thymifolia*. Рыльце заключено внутри чашечки и расположено среди пыльников, и обычно опыляется ими, но так как рыльце и пыльники загнуты кверху и так как, по Вошэ, с верхней стороны цветка остается проход к нектарнику, то едва ли может быть сомнение в том, что цветы посещаются насекомыми и случайно перекрестно опыляются ими,— столь же определенно, как и цветы короткостолбчатого *L. salicaria*, пестик которого и соответствующие тычинки двух других форм чрезвычайно похожи на таковые *L. hyssopifolia*. По Вошэ и Лекоку,* этот однолетний вид большей частью растет отдельными экземплярами, в то время как три предшествующих вида являются социальными, и уже этот один факт почти убедил меня в том, что *L. hyssopifolia* не гетеростилен, так как такие растения обычно столь же не в состоянии жить изолированно, как и один пол двудомного растения.

Таким образом, мы видим, что в этом роде некоторые виды гетеростильны и триморфны, один вид, повидимому, гетеростилен и диморфен, а один гомостилен.

Nesaea verticillata.— Я вырастил несколько растений из семян, присланных мне профессором Аза Греем, и они оказались принадлежащими к трем формам. Они отличались друг от друга относительной длиной своих органов плодоношения, а во всех остальных отношениях — почти так же, как три формы *Lythrum Graefferi*. Зеленые зерна пыльцы самых длинных тычинок, измеренные вдоль своей длинной оси и не размоченные в воде, имели в длину $^{13}/_{7000}$ дюйма; зерна пыльцы средне-длинных тычинок $^{9-10}/_{7000}$, а зерна пыльцы самых коротких тычинок $^{8-9}/_{7000}$ дюйма. Таким образом, диаметр самых крупных зерен пыльцы относится к диаметру самых мелких, как 100 к 65. Это растение растет по болотистым местам в Соединенных Штатах. По Фрицу Мюллеру,** один из видов этого рода, встречающийся в Санта Катарина, в южной Бразилии, гомостилен.

Lagerstroemia Indica.— Это растение из сем. Lythraceae, быть может, гетеростильно или раньше было таковым. Оно замечательно крайней изменчивостью своих тычинок. На одном растении, росшем в моей оранжерее, цветы имели от девятнадцати до двадцати девяти коротких тычинок с желтой пыльцой, которые соответст-

* «Géograph. Bot. de l'Europe», tome VI, 1857, p. 157.

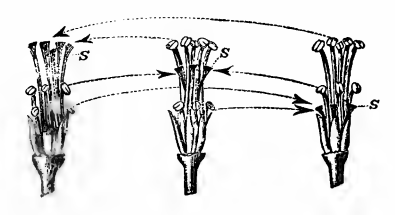
** «Bot. Zeitung», 1868, p. 112.

вовали по расположению самым коротким тычинкам Lythrum, и от одной до пяти (последнее число было самым обычным) очень длинных тычинок, с толстыми нитями цвета мяса и зеленой пыльцой, соответствующими по расположению самым длинным тычинкам Lythrum. В одном из цветов две длинные тычинки образовали зеленую пыльцу, между тем как третья образовала желтую пыльцу, хотя нити всех трех были толсты и имели цвет мяса. В одном пыльнике другого цветка одно гнездо содержало зеленую, а другое желтую пыльцу. Зеленые и желтые зерна пыльцы из тычинок различной длины одинаковы по размеру. Пестик немного загнут вверх, с рыльцем, расположенным между пыльниками коротких и длинных тычинок, так что данное растение было среднестолбчатым. Восемь цветов было опылено зеленой пыльцой и шесть — желтой, но ни один из них не дал плодов. Последний факт совершенно не доказывает гетеростильности растения, так как оно может принадлежать к классу самостерильных видов. Другое растение, росшее в Ботаническом саду в Калькутте, как сообщает мне м-р Дж. Скотт, было длинностолбчатым, и оно, равным образом, было стерильно при опылении собственной пыльцой, между тем как длинностолбчатое растение *L. reginae*,[68] хотя и росшее одиноко, дало плоды. Я исследовал засушенные цветы с двух растений *L. parviflora*, которые оба были длинностолбчатыми, и они отличались от *L. Indica* наличием восьми длинных тычинок с толстыми тычиночными нитями и массой более коротких тычинок. Таким образом, доказательства в пользу гетеростилии *L. Indica* очень противоречивы; неравное число коротких и длинных тычинок, их крайняя изменчивость и особенно тот факт, что их зерна пыльцы не различаются по величине — прямо противоречат этому допущению; с другой стороны, различия в длине пестиков у двух растений, их стерильность при опылении собственной пыльцой и разница в длине и структуре двух групп тычинок в одном и том же цветке, а также разница в окраске их пыльцы, говорят в пользу этого допущения. Мы знаем, что, если какое-либо растение возвращается к прежним условиям, оно делается склонным к значительной изменчивости, и две половины одного и того же органа иногда сильно отличаются друг от друга, как в случае вышеописанного пыльника Lagerstroemia; поэтому мы можем предполагать, что этот вид был некогда гетеростилен и что он сохранил еще черты своего прежнего состояния и вместе с тем — тенденцию к более полному возвращению к нему. В отношении природы Lagerstroemia следует отметить, что у *Lythrum hyssopifolia*, который является гомостильным видом, некоторые из более коротких тычинок варьируют таким образом, что они то имеются, то отсутствуют, и что все эти тычинки отсутствуют у *L. thymifolia*. В другом роде Lythraceae, а именно у Cuphea, три вида, выращенных мною из семян, были бесспорно гомостильны; тем не менее, их тычинки состояли из двух групп, отличающихся по длине, окраске и толщине их нитей, но не по величине или окраске их пыльцевых зерен, так что в этом отношении они сильно походили на тычинки Lagerstroemia. Я нашел, что *Cuphea purpurea*[69] очень плодовита при искусственном опылении собственной пыльцой, но стерильна, если доступ насекомых был исключен.*

* М-р Спенс сообщил мне, что у многих видов рода Mollia (Tiliaceae), собранных им в Южной Америке, тычинки пяти наружных когорт имели пурпурные нити и зеленую пыльцу, в то время как тычинки пяти внутренних когорт имели желтую пыльцу. На основании этого он предполагает, что эти виды могут оказаться гетеростильными и триморфными, но он не обратил внимания на длину пестиков. У родственной Luhea наружные пурпурные тычинки лишены пыльников. Я добыл несколько экземпляров *Mollia lepidota* и *speciosa* из Кью, но не мог установить, отличаются ли их пестики по длине у различных растений; у всех исследованных мною рыльце было расположено как раз под самыми верхними пыльниками. Многочисленные тычинки образовали по длине постепенно убывающий ряд, и зерна пыльцы самых длинных и самых коротких тычинок не представляли сколько-нибудь заметных различий в диаметре. Поэтому эти виды не являются гетеростильными.

Oxalis (*Geraniaceae*) [70]

В 1863 году м-р Роланд Траймен написал мне с Мыса Доброй Надежды о том, что он нашел там вид Oxalis, представленный тремя формами; он приложил к письму их изображения и засушенные экземпляры. Он собрал 43 цветка с различных растений одного вида; они состояли из 10 длинностолбчатых, 12 среднестолбчатых и 21 короткостолбчатого. Другого вида он собрал 13 цветов, состоявших из 3 длинностолбчатых, 7 среднестолбчатых и 3 короткостолбчатых. В 1866 году проф. Гильдебранд доказал * на основании изучения экземпляров в различных гербариях, что 20 видов определенно гетеростильны и триморфны, а относительно других 51 вида он почти уверен в этом. Он сделал также не-



Длинностолбчатая форма — Среднестолбчатая форма — Короткостолбчатая форма

Рис. 11. *Oxalis speciosa* (лепестки удалены)

S, S, S — рыльца. Пунктирные линии со стрелками указывают, пыльца каких пыльников должна быть нанесена на рыльца, чтобы получить легитимное опыление.

сколько интересных наблюдений над живыми растениями, относящимися к одной только форме, так как в то время он не имел трех живых форм какого-либо вида. В 1864 и 1868 гг. я случайно экспериментировал с *Oxalis speciosa*, но никак не мог найти времени, чтобы опубликовать результаты. В 1871 г. Гильдебранд опубликовал превосходную статью,** в которой он показывает на случае с двумя видами Oxalis, что половые отношения трех форм здесь приблизительно такие же, как и у *Lythrum salicaria*. Я хочу сейчас дать извлечение из его наблюдений, а затем приведу и мои собственные, менее полные. Предупреждаю, что у всех видов, виденных мною, рыльца пяти торчащих пестиков длинностолбчатой формы стояли на одном уровне с пыльниками самых длинных тычинок двух других форм. У среднестолбчатой формы рыльца проходят между тычиночными нитями самых длинных тычинок (как у короткостолбчатой формы Linum) и стоят несколько ближе к верхним пыльникам, чем к нижним. У короткостолбчатой формы рыльца также просовываются между тычиночными нитями почти на одном уровне с кончиками чашелистиков. Пыльники у этой последней формы и у среднестолбчатой подымаются на ту же высоту, как и соответствующие рыльца двух других форм.

Oxalis Valdiviana. — Вид этот, обитатель западного побережья Южной Америки, несет желтые цветы. Гильдебранд утверждает, что рыльца трех форм не различаются сколько-нибудь заметно, но что

* «Monatsber. der Acad. der Wiss. Berlin», 1866, S. 352, 372. Он дает рисунки трех форм на 42 стр. своей работы «Geschlechter-Vertheilung», etc., 1867.

** «Bot. Zeitung», 1871, S. 416, 432.

только пестик короткостолбчатой формы лишен волосков. Диаметры зерен пыльцы были следующие:

	Деления микрометра
Самых длинных тычинок короткостолбчатой формы . . .	8—9
Среднедлинных » » » . . .	7—8
Самых длинных » среднестолбчатой » . . .	8
Самых коротких » » » . .	6
Среднедлинных » длинностолбчатой » .	7
Самых коротких » » » . .	6

Следовательно, крайние различия [в величине] диаметров относятся, как 8,5 к 6, или как 100 к 71. Результаты опытов Гильдебранда даны в следующей таблице, составленной по моему обычному плану. Он опылял каждую форму пыльцой двух групп пыльников того же цветка, а также цветов других растений, принадлежащих к той же форме, но результаты этих двух близко родственных типов опыления различаются настолько мало, что я не привел их порознь.

ТАБЛИЦА 27

Oxalis Valdiviana (*по Гильдебранду*)

Тип союза	Число опыленных цветов	Число образовавшихся коробочек	Число семян в одной коробочке
Длинностолбчатая форма, опыленная пыльцой самых длинных тычинок короткостолбчатой формы. Легитимный союз.	28	28	11,9
Длинностолбчатая форма, опыленная пыльцой самых длинных тычинок среднестолбчатой формы. Легитимный союз .	21	21	12,0
Длинностолбчатая форма, опыленная пыльцой собственных и своей же формы среднедлинных тычинок. Иллегитимный союз.	40	2	5,5
Длинностолбчатая форма, опыленная пыльцой собственных и своей же формы самых коротких тычинок. Иллегитимный союз.	26	0	0
Длинностолбчатая форма, опыленная пыльцой самых коротких [среднедлинных?— *Ред.*] тычинок короткостобчатой формы. Иллегитимный союз.	16	1	1
Длинностолбчатая форма, опыленная пыльцой самых коротких тычинок среднестолбчатой формы. Иллегитимный союз.	9	0	0
Среднестолбчатая форма, опыленная пыльцой среднедлинных тычинок длинностолбчатой формы. Легитимный союз.	38	38	11,3

ТАБЛИЦА 27

***Oxalis Valdiviana* (по Гильдебранду)**

(*Продолжение*)

Тип союза	Число опыленных цветов	Число образовавшихся коробочек	Число семян в одной коробочке
Среднестолбчатая форма, опыленная пыльцой среднедлинных тычинок короткостолбчатой формы. Легитимный союз.	23	23	10,4
Среднестолбчатая форма, опыленная пыльцой собственных и своей же формы самых длинных тычинок. Иллегитимный союз.	52	0	0
Среднестолбчатая форма, опыленная пыльцой собственных и своей же формы самых коротких тычинок. Иллегитимный союз.	30	1	6
Среднестолбчатая форма, опыленная пыльцой самых коротких тычинок длинностолбчатой формы. Иллегитимный союз.	16	0	0
Среднестолбчатая форма, опыленная пыльцой самых длинных тычинок короткостолбчатой формы. Иллегитимный союз.	16	2	2,5
Короткостолбчатая форма, опыленная пыльцой самых коротких тычинок длинностолбчатой формы. Легитимный союз	18	18	11,0
Короткостолбчатая форма, опыленная пыльцой самых коротких тычинок среднестолбчатой формы. Легитимный союз	10	10	11,3
Короткостолбчатая форма, опыленная пыльцой собственных и своей же формы самых длинных тычинок. Иллегитимный союз	24	0	0
Короткостолбчатая форма, опыленная пыльцой собственных и своей же формы среднедлинных тычинок. Иллегитимный союз	22	0	0
Короткостолбчатая форма, опыленная пыльцой самых длинных тычинок среднестолбчатой формы. Иллегитимный союз.	4	0	0
Короткостолбчатая форма, опыленная пыльцой среднедлинных тычинок длинностолбчатой формы. Иллегитимный союз	3	0	0

Мы имеем здесь замечательный результат: каждый из 138 легитимно опыленных цветов трех форм дал коробочки, содержавшие в среднем по 11,33 семени. Между тем, 255 иллегитимно опыленных цветов дали всего лишь 6 коробочек, которые в среднем содержали по 3,83 семени. Следовательно, плодовитость шести легитимных союзов относится к плодовитости двенадцати иллегитимных, если судить по количеству цветов, давших коробочки, как 100 к 2, а если судить по среднему числу семян в коробочке — как 100 к 34. Можно добавить, что несколько растений, защищенных сетками, не дали спонтанно ни одного плода; не дало их также одно растение, оставленное непокрытым в одиночестве, хотя оно и посещалось пчелами. С другой стороны, едва ли хоть один цветок на нескольких непокрытых растениях трех форм, росших близко друг от друга, не дал плода.

Oxalis Regnelli.[71] — Этот вид имеет белые цветы и обитает в южной Бразилии. Гильдебранд говорит, что рыльце его длинностолбчатой формы несколько больше, чем рыльце среднестолбчатой, а последнее больше, чем рыльце короткостолбчатой формы. Пестик последней покрыт лишь небольшим количеством волосков, между тем как он очень волосист у двух других форм. Диаметр зерен пыльцы двух групп самых длинных тычинок равен 9 делениям микрометра; диаметр пыльцы среднедлинных тычинок длинностолбчатой формы — от 8 до 9, а короткостолбчатой формы — 8; диаметр зерен пыльцы самых коротких тычинок обеих форм — 7. Таким образом, наибольшее различие в диаметрах выражается отношением 9 к 7, или 100 к 78. Опыты Гильдебранда, не столь многочисленные, как в предыдущем случае, даны в таблице 28 по тому же методу, что и раньше.

ТАБЛИЦА 28

Oxalis Regnelli (по Гильдебранду)

Тип союза	Число опыленных цветов	Число образовавшихся коробочек	Среднее число семян в коробочке
Длинностолбчатая форма, опыленная пыльцой самых длинных тычинок короткостолбчатой формы. Легитимный союз	6	6	10,1
Длинностолбчатая форма, опыленная пыльцой самых длинных тычинок среднестолбчатой формы. Легитимный союз	5	5	10,6
Длинностолбчатая форма, опыленная пыльцой собственных среднедлинных тычинок. Иллегитимный союз	4	0	0
Длинностолбчатая форма, опыленная пыльцой собственных самых коротких тычинок. Иллегитимный союз	1	0	0
Среднестолбчатая форма, опыленная пыльцой среднедлинных тычинок короткостолбчатой формы. Легитимный союз	9	9	10,4

ТАБЛИЦА 28

Oxalis Regnelli (по Гильдебранду)

(Продолжение)

Тип союза	Число опыленных цветов	Число образовавшихся коробочек	Среднее число семян в одной коробочке
Среднестолбчатая форма, опыленная пыльцой среднедлинных тычинок длинностолбчатой формы. Легитимный союз.	10	10	10,1
Среднестолбчатая форма, опыленная пыльцой собственных самых длинных тычинок. Иллегитимный союз	9	0	0
Среднестолбчатая форма, опыленная пыльцой собственных самых коротких тычинок. Иллегитимный союз	2	0	0
Среднестолбчатая форма, опыленная пыльцой самых длинных тычинок короткостолбчатой формы. Иллегитимный союз.	1	0	0
Короткостолбчатая форма, опыленная пыльцой самых коротких тычинок среднестолбчатой формы. Легитимный союз.	9	9	10,6
Короткостолбчатая форма, опыленная пыльцой самых коротких тычинок длинностолбчатой формы. Легитимный союз.	2	2	9,5
Короткостолбчатая форма, опыленная пыльцой собственных среднедлинных тычинок. Иллегитимный союз	12	0	0
Короткостолбчатая форма, опыленная пыльцой собственных самых длинных тычинок. Иллегитимный союз. . . .	9	0	0
Короткостолбчатая форма, опыленная пыльцой среднедлинных тычинок длинностолбчатой формы. Иллегитимный союз	1	0	0

Результаты почти те же, что и в предыдущем случае, но еще более разительные: так, из 41 цветка, принадлежавшего к трем формам, опыленным легитимно, все дали коробочки, содержавшие в среднем по 10,31 семени, в то время как 39 цветов, опыленных иллегитимно, не дали ни одной коробочки и, следовательно, ни одного семени. Таким образом, плодовитость шести легитимных союзов относится к плодовитости нескольких иллегитимных, судя как по количеству цветов, давших коробочки, так и по средним числам семян в коробочке, как 100 к 0.

Oxalis speciosa.[72] — Этот вид, имеющий розовые цветы, интродуцирован с Мыса Доброй Надежды. Рисунок органов воспроизведения его трех форм был уже дан (рис. 11). Рыльце длинностолбчатой формы (считая с сосочками на его поверхности) вдвое больше рыльца короткостолбчатой, а рыльце среднестолбчатой — промежуточное по размеру.

Зерна пыльцы тычинок трех форм имеют следующие наиболее длинные диаметры:

	Деления микрометра
Самых длинных тычинок короткостолбчатой формы	15—16
Среднедлинных » » »	12—13
Самых длинных » среднестолбчатой »	16
» коротких » »	11—12
Среднедлинных » длинностолбчатой »	14
Самых коротких » » »	12

Таким образом, крайние значения диаметров относятся друг к другу, как 16 к 11, или 100 к 69, но так как измерения производились в различное время, то точность их, вероятно, приблизительна. Результаты моих опытов по опылению трех форм даны в следующей таблице.

ТАБЛИЦА 29

Oxalis speciosa

Тип союза	Число опыленных цветов	Число образовавшихся коробочек	Среднее число семян в коробочке
Длинностолбчатая форма, опыленная пыльцой самых длинных тычинок короткостолбчатой формы. Легитимный союз. .	19	15	57,4
Длинностолбчатая форма. опыленная пыльцой самых длинных тычинок среднестолбчатой формы. Легитимный союз.	4	3	59,0
Длинностолбчатая форма. опыленная пыльцой среднедлинных тычинок собственной формы. Иллегитимный союз.	9	2	42,5
Длинностолбчатая форма, опыленная пыльцой самых коротких тычинок собственной формы. Иллегитимный союз.	11	0	0
Длинностолбчатая форма, опыленная пыльцой самых коротких тычинок среднестолбчатой формы. Иллегитимный союз.	4	0	0
Длинностолбчатая форма, опыленная пыльцой среднедлинных тычинок короткостолбчатой формы. Иллегитимный союз	12	5	30,0
Среднестолбчатая форма, опыленная пыльцой среднедлинных тычинок длинностолбчатой формы. Легитимный союз.	3	3	63,6
Среднестолбчатая форма. опыленная пыльцой среднедлинных тычинок короткостолбчатой формы. Легитимный союз	4	4	56,3

Таблица 29

Oxalis speciosa

(*Продолжение*)

Тип союза	Число опыленных цветов	Число образовавшихся коробочек	Среднее число семян в коробочке
Среднестолбчатая форма, опыленная смешанной пыльцой самых длинных и самых коротких тычинок собственной формы. Иллегитимный союз	9	2	19
Среднестолбчатая форма, опыленная пыльцой самых длинных тычинок коротностолбчатой формы. Иллегитимный союз.	12	1	8
Коротностолбчатая форма, опыленная пыльцой самых коротких тычинок среднестолбчатой формы. Легитимный союз.	3	2	67
Коротностолбчатая форма, опыленная пыльцой самых коротких тычинок длинностолбчатой формы. Легитимный союз.	3	3	54,3
Коротностолбчатая форма, опыленная пыльцой самых длинных тычинок собственной формы. Иллегитимный союз. .	5	1	8
Коротностолбчатая форма, опыленная пыльцой среднедлинных тычинок собственной формы. Иллегитимный союз.	3	0	0
Коротностолбчатая форма, опыленная смешанной пыльцой самых длинных и среднедлинных тычинок собственной формы. Иллегитимный союз	13	0	0
Коротностолбчатая форма, опыленная пыльцой самых длинных тычинок среднестолбчатой формы. Иллегитимный союз	7	0	0
Коротностолбчатая форма, опыленная пыльцой среднедлинных тычинок длинностолбчатой формы. Иллегитимный союз	10	1	54

Мы видим здесь, что тридцать шесть цветов трех форм, легитимно опыленных, дали 30 коробочек, которые содержали в среднем по 58,36 семени. Девяносто пять цветов, иллегитимно опыленных, дали 12 коробочек, содержавших в среднем по 28,58 семени.

Таким образом. плодовитость шести легитимных союзов относится к плодовитости двенадцати иллегитимных, если судить по количеству цветов, давших коробочки, как 100 к 65, а если судить по среднему числу семян в коробочке, как 100 к 49. Это растение, по сравнению с ранее описанными двумя южноамериканскими видами, производит гораздо больше семян, и его иллегитимно опыленные цветы не вполне стерильны.

Oxalis rosea.— Гильдебранд имел живой только длинностолбчатую форму этого триморфного чилийского вида.* Диаметры зерен пыльцы двух групп тычинок относились, как 9 к 7,5, или как 100 к 83. Он показал, далее, что существует аналогичная разница между зернами пыльцы двух групп пыльников в одном и том же цветке у пяти других видов Oxalis, кроме уже описанных. Данный вид заметно отличается от длинностолбчатых форм трех видов, с которыми велись предшествующие опыты, значительно большим процентом цветов, давших коробочки при опылении пыльцой собственной формы. Гильдебранд опылил 60 цветов пыльцой среднедлинных тычинок (как того же самого, так и другого цветка), и они дали не менее 55 коробочек, т. е. 92%. Эти коробочки содержали в среднем по 5,62 семени, но у нас совершенно нет данных, чтобы судить, насколько близко подходит это среднее к таковому у легитимно опыленных цветов. Он опылил также 45 цветов пыльцой самых коротких тычинок, и они дали всего лишь 17 коробочек, т. е. 31%, содержавших в среднем только по 2,65 семени. Таким образом, мы видим, что при опылении пыльцой среднедлинных тычинок почти втрое больше цветов дало коробочки и что эти коробочки содержали вдвое больше семян, чем коробочки цветов, опыленных пыльцой самых коротких тычинок. Отсюда выходит (и мы находим некоторое подтверждение этого факта у *O. speciosa*). что одно и то же правило имеет силу как для Oxalis, так и для *Lythrum salicaria*, а именно, что в любых двух союзах чем больше неравенство между длиною пестиков и тычинок, или, что одно и то же, чем больше расстояние рыльца от пыльников, пыльца которых использовалась для опыления, тем менее плодовитым является союз, — безразлично, оценивается ли плодовитость по проценту цветов, давших коробочки, или по среднему числу семян в коробочке. Так же, как и в случае с Lythrum, это правило не может быть и в данном случае объяснено предположением, что там, где имеется бо̀льшая возможность самооплодотворения, последнее предотвращается тем, что этот союз становится более бесплодным, ибо здесь происходит как раз обратное: легкость самоопыления — наибольшая между теми пестиками и тычинками, которые всего ближе друг к другу, и эти опыления наиболее плодовиты. Я могу добавить, что у меня было также несколько длинностолбчатых растений этого вида; одно было закрыто сеткой и дало спонтанно несколько коробочек, хотя и крайне мало по сравнению с тем количеством, которое образовалось на растении, росшем одиноко, но доступном для посещения пчелами.

У большинства видов Oxalis из трех форм, при иллегитимном их опылении, повидимому, наиболее стерильна короткостолбчатая форма; я добавлю еще два случая к уже приведенным. Я опылил 29 короткостолбчатых цветов *O. compressa* пыльцой их собственных двух групп тычинок (диаметры зерен пыльцы которых относились друг к другу,

* «Monatsber. der Akad. der Wiss. Berlin, 1866, p. 372.

как 100 к 83), и ни одно из них не дало коробочек. Я культивировал раньше в течение многих лет короткостолбчатую форму одного вида, купленного мною под названием *O. Bowii*[73] (но я несколько сомневаюсь в правильности этого названия), и опылил много цветов их собственными двумя сортами пыльцы, которые, как обычно, отличались по диаметру, но ни разу не получил ни одного семени. С другой стороны, Гильдебранд сообщает, что короткостолбчатая форма *O. Deppei*, растущая одиноко, дает массу семян; однако еще неизвестно вполне определенно, гетеростилен ли этот вид; зерна пыльцы двух его групп пыльников не отличаются по диаметру.

Некоторые факты, сообщенные мне Фрицем Мюллером, представляют великолепное доказательство крайней стерильности одной из форм некоторых триморфных видов Oxalis, когда она растет изолированно. Он видел в Санта Катарина в Бразилии большое поле молодого сахарного тростника, площадью во много акров, покрытое красными цветами только одной формы, и они не дали ни одного семени. Его собственный участок покрыт короткостолбчатой формой белоцветного триморфного вида, и она равным образом стерильна; но когда три формы были посажены близко друг к другу в его саду, то они дали много семян. Он нашел, что изолированные растения двух других триморфных видов всегда стерильны.

Фриц Мюллер сначала считал один из видов Oxalis, который настолько обычен в Санта Катарина, что окаймляет дороги на протяжении многих миль, диморфным, а не триморфным. Хотя пестики и тычинки сильно варьируют по длине, как это было ясно видно на нескольких экземплярах, присланных мне, тем не менее растения могут быть разбиты на две группы по длине этих органов. Значительная часть пыльников окрашена в белый цвет и совершенно лишена пыльцы; другие, бледножелтые пыльники, содержат много плохих и небольшое количество хороших зерен пыльцы; наконец, третьи, окрашенные в яркожелтый цвет, имеют, видимо, здоровую пыльцу, но ему никогда не удавалось находить плоды на [растениях] этого вида. Тычинки в некоторых цветах были частично превращены в лепестки. Фриц Мюллер, прочтя мое описание иллегитимного потомства различных гетеростильных видов, которое будет дано несколько дальше, предположил, что эти Oxalis могут быть изменчивым стерильным потомством одной из форм какого-то триморфного вида, быть может, случайно занесенной в данный район и здесь затем размножившейся бесполым путем. Вероятно, последний способ размножения значительно поддерживается тем обстоятельством, что здесь нет траты [материала, необходимого] для образования семян.

Oxalis (*Biophytum*) *sensitiva*.[74] — Это растение выделяется многими ботаниками в отдельный род. М-р Твайтс прислал мне с Цейлона несколько цветов, законсервированных в спирту, и они оказались отчетливо триморфными. Столбик длинностолбчатой формы покрыт разбросанными волосками—как простыми, так и железистыми; значительно меньше таких волосков на столбике среднестолбчатой и совершенно их нет на столбике короткостолбчатой формы, так что в этом отношении это растение походит на *O. Valdiviana* и *Regnelli*. Приняв длину двух лопастей рыльца длинностолбчатой формы за 100, получим, что для среднестолбчатой формы соответствующая длина равна 141, а для короткостолбчатой — 164. Во всех других случаях, когда в этом роде рыльца трех форм различаются по размерам, наблюдается обратное:

рыльца у длинностолбчатой формы наибольшие, а у короткостолбчатой — наименьшие. Если принять диаметр зерен пыльцы самых длинных тычинок за 100, то диаметр зерен среднедлинных тычинок будет 91, а самых коротких — 84. Это растение замечательно тем, что, как мы увидим в последней главе этого тома, оно образует длинностолбчатые, среднестолбчатые и короткостолбчатые клейстогамные цветы.

Гомостильные виды Oxalis. — Хотя большинство видов обширного рода Oxalis, повидимому, триморфно, но некоторые из них гомостильны, т. е. существуют только в виде одной формы, например, обыкновенная *O. acetosella*,[75] а по Гильдебранду, и два других широкораспространенных европейских вида, *O. stricta*[76] и *corniculata*. Фриц Мюллер также сообщил мне, что вид такого же строения найден им в Санта Катарина и что он вполне плодовит при опылении собственной пыльцой без доступа насекомых. Рыльца *O. stricta* и другого гомостильного вида, а именно *O. tropaeoloides*,[77] обычно расположены на одном уровне с верхними пыльниками, и оба эти вида также вполне плодовиты при исключении доступа насекомых.

Об *O. acetosella* Гильдебранд говорит, что у всех многочисленных экземпляров, изученных им, пестик превосходит по длине более длинные тычинки. Я добыл 108 цветов с такого же числа растений, росших в трех различных частях Англии; у 86 из них рыльца сильно высовывались, а у 22 они были почти на одном уровне с верхними пыльниками. В одной пробе из 17 цветов, собранных в одном и том же лесу, рыльца в каждом цветке настолько поднимались над верхними пыльниками, насколько последние были выше нижних пыльников. Таким образом, эти растения могут быть вполне сравнены с длинностолбчатой формой гетеростильного вида, и я сначала думал, что *O. acetosella* триморфна. Однако на самом деле это лишь случай большой изменчивости. Зерна пыльцы двух групп пыльников, по наблюдениям Гильдебранда и моим, не отличаются по диаметру. Я опылил двенадцать цветов на нескольких растениях пыльцой с другого растения, причем выбирал последнее с пестиком другой длины, и десять из них (т. е. 83%) дали коробочки, которые содержали в среднем по 7,9 семени. Четырнадцать цветов было опылено их собственной пыльцой, и 11 из них (т. е. 79%) дали коробочки, содержавшие большее среднее количество семян, а именно 9,2. Таким образом, эти растения функционально не обнаруживают ни малейших признаков гетеростилии. Могу добавить, что 18 цветам, защищенным сеткой, была предоставлена возможность самоопыления, и только 10 из них (т. е. 55%) дали коробочки, содержавшие в среднем лишь по 6,3 семени. Следовательно, доступ насекомых или искусственная помощь в переносе пыльцы на рыльце увеличивают плодовитость цветов, и я нашел, что это особенно применимо к тем из них, которые имели более короткие пестики. Необходимо напомнить, что цветы свешиваются, так что те из них, которые имеют короткий пестик, с наименьшей вероятностью могут получить собственную пыльцу, если им не будет оказана какая-либо помощь.

Наконец, как замечает Гильдебранд, нет никаких доказательств того, чтобы какой-либо гетеростильный вид Oxalis обнаружил тенденцию перейти в двудомное состояние, как заключили Цуккарини и Линдли на основании различий в органах воспроизведения трех форм, значения которых они не поняли.

Pontederia [*sp.?*] (*Pontederiaceae*)

Фриц Мюллер нашел это водное растение, родственное Liliaceae, растущим в изобилии на берегах одной реки в южной Бразилии.* Было найдено только две формы, цветы которых имели три длинных и три коротких тычинки. Пестик длинностолбчатой формы у трех засушенных цветов, присланных мне, был, по сравнению с тем же органом короткостолбчатой формы, больше по длине в отношении 100 к 32, а рыльце — в отношении 100 к 80. Длинностолбчатое рыльце значительно выдается над верхними пыльниками того же цветка и расположено на одном уровне с верхними пыльниками короткостолбчатой формы. У последней рыльце расположено ниже ее обеих групп пыльников и находится на одном уровне с пыльниками более коротких тычинок длинностолбчатой формы. Пыльники более длинных тычинок короткостолбчатой формы по длине относятся к пыльникам более коротких тычинок длинностолбчатой формы, как 100 к 88. Диаметр разбухших в воде зерен пыльцы более длинных тычинок короткостолбчатой формы относится к таковому более коротких тычинок той же формы, как 100 к 87, что установлено на основании десяти измерений каждого сорта. Мы видим, таким образом, что органы этих двух форм отличаются друг от друга и расположены аналогично тому, как в длинно- и короткостолбчатой формах триморфных видов Lythrum и Oxalis. Кроме того, более длинные тычинки длинностолбчатой формы Pontederia и более короткие короткостолбчатые формы расположены в правильной позиции для опыления рыльца среднестолбчатой формы. Однако, Фрицу Мюллеру, хотя он исследовал огромное число растений, так и не удалось найти хотя бы одно относящееся к среднестолбчатой форме. Более старые цветы длинностолбчатых и короткостолбчатых растений образовали массу нормальных по внешнему виду плодов, и этого следовало ожидать, так как они могут легитимно опылять друг друга. Хотя он не мог найти среднестолбчатую форму этого вида, он обладал растениями другого вида, росшими в его саду, и они все были среднестолбчатыми; в этом случае диаметры зерен пыльцы пыльников более длинных тычинок относились к таковым более коротких тычинок того же цветка, как 100 к 86, что установлено на основании десяти измерений каждого сорта. Эти среднестолбчатые растения, росшие одиноко, никогда не давали ни одного плода.

Принимая во внимание эти факты, едва ли можно сомневаться в том, что оба эти вида Pontederia гетеростильны и триморфны. Случай этот интересен, так как больше неизвестно ни одного гетеростильного однодольного растения.[78] Кроме того, цветы [здесь] неправильные, а все остальные гетеростильные растения имеют более или менее симметричные цветы. Две формы несколько отличаются друг от друга по окраске венчиков: венчик короткостолбчатой [формы] темносиний, а длинностолбчатой — с несколько фиолетовым оттенком, другой такой случай неизвестен. Наконец, три более длинные тычинки чередуются с тремя более короткими, между тем у Lythrum и Oxalis длинные и короткие тычинки принадлежат к различным мутовкам. Что касается отсутствия среднестолбчатой формы у Pontederia, которая растет дико в южной Бразилии, то это, вероятно, является след-

* «Ueber den Trimorphismus der Pontederien». «Jenaische Zeitschrift», etc. Band 6. 1871. S. 74.

ствием того, что первоначально сюда были интродуцированы только две формы, ибо, как мы увидим позже, по наблюдениям Гильдебранда, Фрица Мюллера и моим, когда одна из форм Oxalis опыляется исключительно лишь одной какой-либо из двух других форм, потомство обычно принадлежит к двум родительским формам.

Фриц Мюллер недавно открыл, как он мне сообщает, третий вид Pontederia, все три формы которого растут вместе в небольших прудах в глубине южной Бразилии; таким образом, не может быть больше ни тени сомнения в том, что этот род содержит триморфные виды. Он прислал мне засушенные цветы всех трех форм. У длинностолбчатой формы рыльце стоит немного выше кончиков лепестков и на одном уровне с пыльниками самых длинных тычинок двух других форм. Длина ее пестика относится к длине пестика среднестолбчатой формы, как 100 к 56, а к длине пестика короткостолбчатой, как 100 к 16. Верхушка столбика загнута вверх под прямым углом, а рыльце несколько шире, чем у среднестолбчатой [формы], и шире, чем у короткостолбчатой, в отношении почти 7 к 4. У среднестолбчатой формы рыльце расположено немного выше середины венчика и почти на одном уровне со среднедлинными тычинками двух других форм; его верхушка слегка загнута вверх. У короткостолбчатой формы пестик, как мы видели, очень короток и отличается от пестиков двух других форм тем, что он совершенно прямой. Он расположен немного ниже уровня пыльников самых коротких тычинок длинностолбчатой и среднестолбчатой форм. Три пыльника каждой группы тычинок, особенно же самых коротких, расположены один над другим, а концы нитей изогнуты немного вверх, так что пыльца всех пыльников может действительно счищаться хоботком посещающего [цветок] насекомого. Относительные диаметры зерен пыльцы, долго разбухавших в воде, даны в следующей табличке, по измерениям моего сына Френсиса:

	Деления микрометра
Длинностолбчатая форма, пыльца среднедлинных тычинок (среднее из 20 измерений)	13,2
» » пыльца самых коротких тычинок (10 измерений)	9,0
Среднестолбчатая форма, пыльца самых длинных тычинок (15 измерений)	16,4
» » пыльца самых коротких тычинок (20 измерений)	9,1
Короткостолбчатая форма, пыльца самых длинных тычинок (20 измерений)	14,6
» » пыльца среднедлинных тычинок 20 (измерений)	12,3

По обычному правилу здесь зерна пыльцы более длинных тычинок, трубочки которых должны проникать через длинные столбики, больше зерен пыльцы тычинок меньшей длины. Крайняя разница в диаметрах между зернами пыльцы самых длинных тычинок среднестолбчатой формы и самых коротких тычинок длинностолбчатой равна отношению 16,4 к 9.0, или 100 к 55, и это самая большая разница, которая когда-либо мною наблюдалась у гетеростильного растения. Удивительно, что зерна [пыльцы] соответствующих друг другу самых длинных тычинок двух форм значительно отличаются по диаметру, как это имеет место в меньшей степени и [в отношении пыльцы] соответствующих друг другу среднедлинных тычинок двух форм, между тем как у соответствующих друг другу самых коротких тычинок длинно- и сред-

нестолбчатой форм она почти в точности одинакова. Их неравенство в двух первых случаях зависит от того, что зерна пыльцы в обеих группах пыльников короткостолбчатой формы меньше зерен пыльцы соответствующих пыльников двух других форм; мы имеем здесь случай, параллельный тому, что [наблюдается] и у среднестолбчатой формы *Lythrum salicaria*. У этого последнего растения зерна пыльцы среднестолбчатой формы меньше и обладают меньшей способностью к оплодотворению, чем соответствующие зерна пыльцы двух других форм, в то время как ее завязь, каким бы способом она ни опылялась, дает большее число семян; таким образом, среднестолбчатая форма является более женской по природе, чем две другие формы. В случае Pontederia завязь содержит одну единственную семяпочку, и каково значение разницы в размерах между зернами пыльцы соответствующих групп пыльников, я не решаюсь предполагать.

Ясное доказательство того, что только что описанный вид гетеростилен и триморфен, тем более ценно, что по отношению к *P. cordata*, обитателю Соединенных Штатов, существуют еще [относительно этого] некоторые сомнения. [79] М-р Легджет предполагает, * что [вид этот] либо диморфен, либо триморфен, так как зерна пыльцы более длинных тычинок, «более чем вдвое превосходят по диаметру, или в восемь раз по массе, зерна пыльцы коротких тычинок. Хотя и очень мелкие, эти небольшие зерна кажутся столь же совершенными, как и более крупные». С другой стороны, он говорит, что во всех зрелых цветах «столбик по крайней мере такой же длины, как и более длинные тычинки», «в то время как в молодых цветах он промежуточен по длине между двумя группами тычинок», а если это так, то едва ли этот вид гетеростилен.

* «Bull. of the Torrey Botanical Club». 1875. vol. VI. p. 62.

ГЛАВА V

ИЛЛЕГИТИМНОЕ ПОТОМСТВО ГЕТЕРОСТИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ

Иллегитимное потомство всех трех форм *Lythrum salicaria*.— Его карликовый рост и стерильность: часть его совершенно бесплодна, часть плодовита.— Oxalis, наследование формы легитимными и иллегитимными сеянцами.— *Primula Sinensis*, иллегитимное потомство до известной степени карликово и неплодовито.— Равностолбчатые разновидности *P. Sinensis*, *auricula*, *farinosa* и *elatior*.— *P. vulgaris*, красноцветная разновидность, иллегитимные сеянцы стерильны.— *P. veris*, иллегитимные растения, выращенные на протяжении ряда последовательных поколений, их карликовый рост и стерильность.— Равностолбчатые разновидности *P. veris*.— Наследование формы у Pulmonaria и Polygonum.— Заключительные замечания.— Тесный параллелизм между иллегитимным опылением и гибридизацией.

Мы рассматривали до сих пор вопрос о плодовитости цветов гетеростильных растений при легитимном и иллегитимном опылении. Настоящая глава будет посвящена характеру их потомства, или сеянцев. Те из них, которые выросли из легитимно опыленных семян, [80] мы будем здесь называть *легитимными сеянцами* или *растениями*, а те, которые выросли из иллегитимно опыленных семян — *иллегитимными сеянцами* или *растениями*. Они отличаются, главным образом, по степени их плодовитости и по силе их роста или мощи. Я начну с триморфных растений и должен напомнить читателю, что каждая из трех форм может быть опылена шестью различными способами, так что все три вместе могут быть опылены восемнадцатью различными способами. Например, длинностолбчатая форма может быть опылена легитимно самыми длинными тычинками среднестолбчатой и короткостолбчатой форм и иллегитимно — среднедлинными и самыми короткими тычинками своей собственной формы, а также среднедлинными тычинками среднестолбчатой и самыми короткими тычинками короткостолбчатой формы; таким образом, длинностолбчатая форма может быть опылена легитимно двумя способами и иллегитимно четырьмя способами. То же самое справедливо и по отношению к среднестолбчатой и короткостолбчатой формам. Следовательно, у триморфного вида шесть из восемнадцати союзов дают легитимное потомство и двенадцать — иллегитимное.

Я изложу подробно результаты своих опытов, частью потому, что наблюдения эти крайне утомительны и, вероятно, не так скоро будут повторены,— так, например, я был вынужден подсчитать под микроскопом свыше 20 000 семян *Lythrum salicaria*,— главным же образом потому, что они проливают косвенно свет на столь важный предмет, как гибридизация.

Lythrum salicaria

Из двенадцати иллегитимных союзов два были совершенно бесплодны, так что [от них] не было получено ни одного семени, а следовательно, и сеянцы не могли быть выращены. Однако сеянцы были выращены от семи из десяти остальных иллегитимных союзов. Когда такие иллегитимные сеянцы цвели, то обычно давалась возможность к их свободному и легитимному опылению — с помощью пчел — другими иллегитимными растениями, принадлежавшими к двум другим формам и росшими в непосредственном соседстве. Это наилучший метод, и обычно я следовал ему, но в некоторых случаях (что всегда будет мною отмечено) иллегитимные растения опылялись пыльцой, взятой с легитимных растений, принадлежавших к двум другим формам, и это, как и можно было ожидать, увеличивало их плодовитость. Плодовитость *Lythrum salicaria* сильно зависит от характера лета, и. чтобы насколько возможно избежать ошибки, [обусловленной] этим обстоятельством, я вел свои наблюдения в течение нескольких лет. Небольшое количество опытов было поставлено в 1863 году. Лето 1864 года было очень жарким и сухим, и хотя растения обильно поливались, небольшое количество их, видимо, пострадало в своей плодовитости, в то время как другие были совершенно не задеты. Годы 1865 и особенно 1866 были исключительно благоприятны. Лишь очень небольшое количество наблюдений было сделано в 1867 г. Результаты расположены по классам в соответствии с происхождением растений. В каждом случае дается среднее число семян в коробочке, обычно полученное из [подсчета содержимого] десяти коробочек, что, на основании моего опыта, приблизительно достаточно. Максимальное количество семян в одной какой-либо коробочке также указано, а это удобный пункт для сравнения с нормальным стандартом, т. е. с числом семян, образуемых легитимными растениями, которые были легитимно опылены. Я буду приводить также в каждом случае минимальное число. Если максимум и минимум сильно отличаются и при этом мною не сделано никаких оговорок, то можно считать, что крайние настолько тесно связаны промежуточными цифрами, что средняя является правильной. Для подсчета выбирались всегда крупные коробочки, чтобы избежать переоценки бесплодия различных иллегитимных растений.

Для того, чтобы судить о степени снижения плодовитости различных иллегитимных растений, я буду пользоваться при сравнении их в качестве стандарта нижеследующими данными относительно средних и максимальных чисел семян, образуемых обычными, или легитимными, растениями, легитимно опыленными, частью искусственно. частью естественно, что в каждом случае будет указано. Однако в каждом опыте я даю процент семян, образованных иллегитимными растениями по сравнению со стандартным легитимным числом у той же самой формы. Например, десять коробочек с иллегитимного длинностолбчатого растения (№ 10), которое было легитимно и естественно опылено другими иллегитимными растениями, содержало в среднем 44,2 семени; между тем, коробочки легитимного длинностолбчатого растения, легитимно и естественно опыленного другими легитимными растениями, содержали в среднем 93 семени. Следовательно, это иллегитимное растение дало только 47% полного и нормального урожая семян.

Стандартное число семян, образуемых легитимными растениями трех форм при легитимном опылении.

Длинностолбчатая форма: среднее число семян в каждой коробочке 93; максимальное число, наблюдавшееся в одной из двадцати трех коробочек, 159.

Среднестолбчатая форма: среднее число семян 130; максимальное число, наблюдавшееся у одной из тридцати одной коробочек, 151.

Короткостолбчатая форма: среднее число семян 83,5, но для краткости мы можем сказать 83; максимальное число, наблюдавшееся в одной из двадцати пяти коробочек, 112.

Классы I и II. *Иллегитимные растения, происходящие от длинностолбчатых родителей, опыленных пыльцой среднедлинных или самых коротких тычинок других растений той же самой формы.*

Из этого союза я вырастил в разное время три группы иллегитимных сеянцев, насчитывавших вместе 56 растений. Я должен предупредить, что я не предвидел результатов и не отметил относительно восьми растений первой группы, были ли они продуктом среднедлинных или самых коротких тычинок той же самой формы, но у меня есть достаточное основание думать, что они были продуктом последних. Эти восемь растений были гораздо более карликовыми и гораздо более стерильными, чем растения двух других групп. Последние были выращены из длинностолбчатого растения, росшего совершенно изолированно и опыленного при помощи пчел своей собственной пыльцой; можно быть почти уверенным, на основании относительного расположения органов плодоношения, что в подобных условиях рыльце получает пыльцу среднедлинных тычинок.

Все пятьдесят шесть растений в этих трех группах оказались длинностолбчатыми; если бы родительское растение было легитимно опылено пыльцой самых длинных тычинок среднестолбчатой и короткостолбчатой форм, то лишь около одной трети сеянцев было бы длинностолбчатыми, остальные же две трети были бы среднестолбчатыми и короткостолбчатыми. В некоторых других триморфных и диморфных родах мы встретимся с тем же любопытным фактом, а именно, что длинностолбчатая форма, опыленная иллегитимно своей собственной пыльцой, производит почти исключительно длинностолбчатые сеянцы.*

Восемь растений первой группы были низкорослы: три вполне выросших измеренных мною [растения] достигали высоты всего 28, 29 и 47 дюймов, между тем как легитимные растения, росшие тут же, были вдвое выше, [а] одно из них достигало 77 дюймов. По своему общему облику все они обнаруживали слабое сложение; они цвели несколько позже и в старшем возрасте, чем обыкновенные растения. Некоторые цвели не каждый год, а одно растение, ведшее себя совершенно необычным образом, не цвело до трехлетнего возраста. В других двух группах ни одно из растений не доросло до своей полной, соответственной [для этого вида] высоты, что можно было сразу видеть при сравнении их с соседними рядами легитимных растений. У ряда растений всех трех групп многие пыльники были сморщены или содержали

* Гильдебранд первый обратил внимание на этот факт («Bot. Zeitung», Jan. 1, 1864, S. 5) в случае с *Primula Sinensis*; но его результаты даже приблизительно не были так однозначны, как мои.

бурую, липкую или мягкую массу, без единого нормального пыльцевого зерна, и они никогда не выделяли своего содержимого; они находились в состоянии, названном Гертнером* контабесцентным,— термин, которым я буду пользоваться в дальнейшем.[81] В одном цветке все пыльники были контабесцентны, за исключением двух, которые казались невооруженному глазу здоровыми, но под микроскопом около двух третей пыльцевых зерен оказались мелкими и сморщенными. У другого растения, у которого все пыльники казались здоровыми, многие из зерен пыльцы были сморщены и неравной величины. Я подсчитал семена, произведенные семью растениями (с 1 по 7-е) из первой группы восьми растений, происходивших, вероятно, от родителей, опыленных самыми короткими тычинками собственной формы, и семена, произведенные тремя растениями двух других групп, которые почти наверно происходили от родителей, опыленных среднедлинными тычинками собственной формы.

Растение 1. Это длинностолбчатое растение было предоставлено в 1863 году свободному и легитимному опылению соседним иллегитимным среднестолбчатым растением, но оно не принесло ни одной коробочки. Оно было затем удалено с данного места и посажено в отдаленное место рядом с сестринским длинностолбчатым растением № 2, так что оно должно было быть опылено свободно, хотя и иллегитимно; при этих условиях оно не дало в течение 1864 и 1865 гг. ни одной коробочки. Я должен указать здесь, что легитимное, или обыкновенное, длинностолбчатое растение, растущее изолированно и свободно, хотя и иллегитимно, опыляемое при помощи насекомых своей собственной пыльцой, принесло огромное количество коробочек, содержавших в среднем по 21,5 семени.

Растение 2. Это длинностолбчатое растение после цветения в 1863 г. рядом с иллегитимным среднестолбчатым растением образовало менее двадцати коробочек, содержавших в среднем от четырех до пяти семян. Когда затем оно росло вместе с № 1, которым оно было иллегитимно опылено, то оно в 1866 г. не дало ни одной коробочки, но в 1865 г. оно принесло двадцать две коробочки, пятнадцать лучших из них были исследованы; восемь не содержали семян, а остальные семь содержали в среднем только по три семени, и эти семена были так малы и сморщены, что я сомневаюсь, могли ли бы они прорасти.

Растения 3 и 4. Эти два длинностолбчатых растения, опыленные свободно и легитимно в 1863 году тем же иллегитимным среднестолбчатым растением, как и в предыдущем случае, были так же мало плодовиты, как и № 2.

Растение 5. Это длинностолбчатое растение, цветшее в 1863 г. рядом с иллегитимным среднестолбчатым растением, принесло только четыре коробочки, содержавших все вместе всего лишь пять семян. В 1864, 1865 и 1866 гг. оно было окружено либо иллегитимными, либо же легитимными растениями двух других форм, но оно не дало ни одной коробочки. Это был излишний опыт, но я опылил искусственно легитимным способом двенадцать цветов; однако ни один из них не образовал ни одной коробочки, так что это растение было почти абсолютно бесплодно.

Растение 6. Это длинностолбчатое растение, цветшее в благоприятном 1866 г. в окружении иллегитимных растений двух других форм, не образовало ни одной коробочки.

Растение 7. Это длинностолбчатое растение было самым плодовитым из восьми растений первой группы. В 1865 г. оно было окружено иллегитимными растениями различного происхождения, многие из которых были очень плодовиты, и таким

* «Beiträge zur Kenntniss der Befruchtung», 1844, S. 116.

образом оно должно было быть опылено легитимно. Оно образовало порядочно коробочек, десять из которых принесли в среднем по 36,1 семени, с максимумом в 47 и минимумом в 22 семени, так что это растение дало 39% полного числа семян. В 1864 г. оно было окружено легитимными и иллегитимными растениями двух других форм, и девять коробочек (одна плохая была отброшена) принесли в среднем по 41,9 семени, с максимумом в 56 семян и минимумом в 28 семян, так что при этих благоприятных обстоятельствах это растение, наиболее плодовитое из первой группы, при легитимном опылении не дало и 45% полного урожая семян.

Во второй группе растений данного класса, происходившей от длинностолбчатой формы, почти наверное опыленной пыльцой своих собственных среднедлинных тычинок, растения, как уже было сказано, и приблизительно не были настолько карликовыми и стерильными, как в первой группе. Все они образовали множество коробочек. Я подсчитал число семян только у трех растений, а именно у №№ 8, 9 и 10.

Растение 8. Этому растению была предоставлена в 1864 г. возможность свободного опыления легитимными и иллегитимными растениями двух других форм, и десять коробочек содержали в среднем по 41,1 семени, с максимумом в 73 и минимумом в 11. Таким образом, это растение произвело только 44% полного урожая семян.

Растение 9. Этому длинностолбчатому растению была предоставлена в 1865 г. возможность свободного опыления иллегитимными растениями двух других форм, большинство которых было умеренно плодовито. Пятнадцать коробочек принесло в среднем по 57,1 семени, с максимумом в 86 и минимумом в 23. Таким образом, это растение дало 68% полного урожая семян.

Растение 10. Это длинностолбчатое растение свободно опылялось в то же время и тем же самым способом, как и предыдущее. Десять коробочек дали в среднем по 44,2 семени, с максимумом в 69 и минимумом в 25. Таким образом, это растение дало 47% полного урожая семян.

Девятнадцать длинностолбчатых растений третьей группы того же происхождения, что и предыдущая группа, были опылены различными способами; так как они цвели в 1867 г., будучи изолированными от других растений, то они должны были иллегитимно опыляться одно другим. Уже было указано, что легитимное длинностолбчатое растение, росшее изолированно и посещавшееся насекомыми, дало в среднем по 21,5 семени на коробочку, с максимумом в 35; но чтобы точно установить его плодовитость, необходимо было бы наблюдать за ним несколько лет последовательно. По аналогии мы можем также предположить, что если несколько легитимных длинностолбчатых растений опыляются одно другим, среднее число семян возрастает, но насколько, я не знаю; поэтому у меня нет вполне надежного стандарта для сравнения, при помощи которого можно было бы судить о плодовитости трех нижеследующих растений данной группы, семена которых я подсчитал.

Растение 11. Это длинностолбчатое растение дало большой урожай коробочек и в этом отношении было одним из самых плодовитых во всей группе девятнадцати растений. Но среднее для десяти коробочек было всего лишь 35,9 семени, с максимумом в 60 и минимумом в 8.

Растение 12. Это длинностолбчатое растение образовало очень мало коробочек, и десять из них дали в среднем всего лишь по 15,4 семени, с максимумом в 30 и минимумом в 4.

Растение 13. Это растение представляет аномальный случай: оно цвело обильно, но тем не менее образовало очень мало коробочек; однако последние содержали массу семян. Десять коробочек содержало в среднем по 71,9 семени, с максимумом в 95 и минимумом в 29. Принимая во внимание, что это растение иллегитимное и было иллегитимно опылено братскими длинностолбчатыми сеянцами, среднее и максимум настолько изумительно высоки, что я вообще не могу понять этот случай. Необходимо вспомнить, что среднее для легитимного растения, легитимно опыленного, равно 93 семенам.

Класс III. *Иллегитимные растения, происходящие от короткостолбчатого родителя, опыленного пыльцой среднедлинных тычинок собственной формы.*

Я вырастил из этого союза девять растений, из которых восемь были короткостолбчатыми и одно длинностолбчатым, так что [хотя], повидимому, и имеется сильная тенденция у этой формы при самоопылении воспроизводить родительскую форму, но тенденция эта не так сильна, как у длинностолбчатой формы. Эти девять растений никогда не достигали полной высоты легитимных растений, росших в непосредственной близости от них. Во многих цветах на нескольких растениях пыльники были контабесцентны.

Растение 14. Этому короткостолбчатому растению была предоставлена в 1865 г. возможность свободно и легитимно опыляться иллегитимными растениями, происходившими от самоопылившихся среднедлинно- и короткостолбчатых растений. Пятнадцать коробочек в среднем содержали по 28,3 семени, с максимумом в 51 и минимумом в 11. Таким образом, это растение образовало только 33% надлежащего количества семян. Сами семена были мелки и неправильны по форме. Хотя оно так же стерильно с женской стороны, ни один из его пыльников не был контабесцентен.

Растение 15. Это короткостолбчатое растение, опылявшееся таким же способом, как и предыдущие, и в том же году, дало в среднем на пятнадцать коробочек по 27 семян, с максимумом в 49 и минимумом в 7. Но две плохих коробочки могут быть отброшены, и тогда среднее поднимется до 32,6, с тем же максимумом в 49 и минимумом в 20, так что это растение достигает 38% нормального стандарта плодовитости и было немного более плодовито, чем предыдущее, хотя многие из его пыльников были контабесцентны.

Растение 16. Это короткостолбчатое растение, опылявшееся так же, как и два предыдущих, содержало в десяти коробочках в среднем по 77,8 семени, с максимумом в 97 и минимумом в 60, так что это растение дало 94% полного числа семян.

Растение 17. Это единственное длинностолбчатое растение того же происхождения, что и три последних растения, при свободном легитимном опылении тем же способом, как и предыдущие, дало в среднем на десять коробочек по 76,3 довольно тощих семян, с максимумом в 88 и минимумом в 57. Таким образом, это растение образовало 82% надлежащего количества семян. Двенадцать цветов, заключенных в сетку, были искусственно легитимно опылены пыльцой легитимного короткостолбчатого растения, и девять коробочек содержали в среднем по 82,5 семени, с максимумом в 98 и минимумом в 51, так что плодовитость его увеличилась от действия пыльцы легитимного растения, но еще не достигла нормального стандарта.

Класс IV. *Иллегитимные растения, происходящие от среднестолбчатого родителя, опыленного пыльцой самых длинных тычинок собственной формы.*

После двух попыток мне удалось вырастить только четыре растения от этого иллегитимного союза. Из них три оказались среднестолбчатыми и одно длинностолбчатым; однако на основании такого небольшого количества мы едва ли можем судить о тенденции среднестолбчатых растений при самоопылении воспроизводить ту же самую форму. Эти четыре растения никогда не достигали своей полной, нормальной высоты; у длинностолбчатого растения многие из пыльников были контабесцентны.

Растение 18. Это среднестолбчатое растение, свободно и легитимно опыленное в 1865 году иллегитимными растениями, происходившими от самоопыленных длинно-, коротко- и среднестолбчатых растений, содержало в среднем на десять коробочек по 102,6 семени, с максимумом в 131 и минимумом в 63. Таким образом, это растение образовало почти 80% нормального числа семян. Двенадцать цветов были искусственно и легитимно опылены пыльцой легитимного длинностолбчатого растения и дали в среднем на девять коробочек по 116,1 семени, которые были лучше, чем в предыдущем случае, с максимумом в 135 и минимумом в 75, так что, как и у растения 17-го, пыльца легитимного растения увеличила плодовитость но не могла поднять ее до полного стандарта.

Растение 19. Это среднестолбчатое растение, опыленное тем же способом и в то же время, что и предыдущее, дало в среднем на десять коробочек по 73,4 семени, с максимумом в 87 и минимумом в 64. Таким образом, это растение произвело только 56% полного числа семян. Тринадцать цветов были опылены искусственно и легитимно пыльцой легитимного длинностолбчатого растения и дали десять коробочек со средним в 95.6 семени, так что применение пыльцы легитимного растения увеличило, как и в двух предыдущих случаях, плодовитость, но не могло довести ее до надлежащего стандарта.

Растение 20. Это длинностолбчатое растение одного происхождения с двумя предыдущими среднестолбчатыми растениями, свободно опыленное тем же способом, дало в среднем на десять коробочек по 69,6 семени, с максимумом в 83 и минимумом в 52. Таким образом, это растение произвело 75% полного числа семян.

Класс V. *Иллегитимные растения, происходящие от короткостолбчатого родителя, опыленного пыльцой среднедлинных тычинок длинностолбчатой формы.*

В четырех предшествующих классах были описаны растения, выращенные из трех форм, опыленных пыльцой либо длинных, либо коротких тычинок той же формы, но обычно не с того же растения. Возможны шесть других иллегитимных союзов, а именно между тремя формами и тычинками двух других форм, не соответствующими по длине их пестикам. Но мне удалось вырастить растения только в трех из этих шести союзов. От одного из них было выращено двенадцать растений, образующих данный V класс; они состояли из восьми короткостолбчатых и четырех длинностолбчатых растений; ни одного среднестолбчатого не было. Ни одно из этих двенадцати растений не достигало своей полной, надлежащей высоты, но ни в коем случае не

заслуживали названия карликовых. Пыльники в некоторых цветах были контабесцентны. Одно растение было замечательно тем, что все длинные тычинки в каждом цветке и многие из коротких имели контабесцентные пыльники. Была исследована пыльца четырех других растений, у которых ни один из пыльников не был контабесцентным; у одного было небольшое число мелких и сморщенных зерен пыльцы, но у трех других она оказалась вполне здоровой. В отношении способности к образованию семян было изучено пять растений (№№ 21—25): одно дало едва ли больше половины нормального количества, у второго плодовитость была незначительно снижена, но три остальных действительно произвели большое среднее число семян, с более высокими максимумами, чем стандарт. В заключительных замечаниях я вернусь к этому факту, который сначала кажется необъяснимым.

Растение 21. Это коротколстолбчатое растение, свободно и легитимно опыленное в 1865 году иллегитимными растениями, происходившими от самоопыленных длинно-, средне- и коротколстолбчатых родителей, дало в среднем на десять коробочек по 43 семени, с максимумом в 63 и минимумом в 26. Таким образом, это растение, у которого все его более длинные тычинки и многие из более коротких тычинок были контабесцентными, образовало только 52% надлежащего количества семян.

Растение 22. Это коротколстолбчатое растение образовало вполне здоровую пыльцу, как это видно было под микроскопом. В 1866 г. оно было свободно и легитимно опылено другими иллегитимными растениями, относившимися к данному и следующему классам, каждый из которых заключает много высокоплодовитых растений. При этих условиях оно дало в восьми коробочках в среднем по 100,5 семени, с максимумом в 123 и минимумом в 86, так что оно произвело 121% семян по сравнению с нормальным стандартом. В 1864 г. ему была дана возможность свободно и легитимно опыляться легитимными и иллегитимными растениями, и оно дало в среднем на восемь коробочек по 104,2 семени,с максимумом в 125 и минимумом в 90; следовательно, оно превысило нормальный стандарт, произведя 125% семян. В этом случае, как и в некоторых предыдущих, пыльца легитимных растений повысила немного плодовитость растения, и плодовитость была бы, быть может, еще больше, если бы лето 1864 г. не было таким жарким и явно неблагоприятным для некоторых экземпляров Lythrum.

Растение 23. Это коротколстолбчатое растение образовало совершенно здоровую пыльцу. В 1866 году оно было свободно и легитимно опылено другими иллегитимными растениями, описанными в предыдущем опыте, и восемь коробочек содержало в среднем по 113,5 семени с максимумом в 123 и минимумом в 93. Таким образом, это растение превзошло нормальный стандарт, произведя не менее 136% семян.

Растение 24. Это длинностолбчатое растение образовало пыльцу, которая под микроскопом казалась здоровой, но некоторые из зерен не разбухали в воде. В 1864 г. оно было легитимно опылено легитимными и иллегитимными растениями тем же способом, как и растение 22, но дало в среднем на десять коробочек только по 55 семян, с максимумом в 88 и минимумом в 24. Таким образом, оно достигло лишь 59% нормальной плодовитости. Эта низкая степень плодовитости, как я предполагаю, объясняется неблагоприятным летом, так как в 1866 г. легитимно опыленное иллегитимными растениями способом, описанным под № 22, оно дало в среднем на восемь коробочек по 82 семени, с максимумом в 120 и минимумом в 67, произведя, таким образом, 88% нормального числа семян.

Растение 25. Пыльца этого длинностолбчатого растения содержала умеренное количество тощих и сморщенных зерен, что является совершенно неожиданным,

так как оно дало необычайно большое количество семян. В 1866 г. оно было свободно и легитимно опылено иллегитимными растениями, как описано под № 22, и дало в среднем на восемь коробочек по 122,5 семени, с максимумом в 149 и минимумом в 84. Таким образом, это растение превзошло нормальный стандарт, образовав не менее 131% семян.

Класс VI. *Иллегитимные растения, происходящие от среднестолбчатых родителей, опыленных пыльцой самых коротких тычинок длинностолбчатой формы.*

Я вырастил от этого союза двадцать пять растений, из которых семнадцать оказались длинностолбчатыми и восемь среднестолбчатыми; ни одного короткостолбчатого не было. Ни одно из этих растений не было ни в малейшей степени карликовым. Я исследовал в течение в высшей степени благоприятного 1866 года пыльцу четырех растений; у одного среднестолбчатого растения некоторые пыльники самых длинных тычинок были контабесцентны, в других пыльниках зерна пыльцы были совершенно здоровы, как и во всех пыльниках самых коротких тычинок; у двух других среднестолбчатых и у одного длинностолбчатого растения многие зерна пыльцы были малы и сморщены, а у последнего растения одна пятая или шестая часть их, повидимому, находилась в этом состоянии. Я подсчитал семена пяти растений (№ 26—30), из которых два были умеренно стерильными и три вполне плодовитыми.

Растение 26. Это среднестолбчатое растение было свободно и легитимно опылено в несколько неблагоприятном 1864 году многочисленными окружающими легитимными и иллегитимными растениями. Оно дало в среднем на десять коробочек по 83,5 семени, с максимумом в 110 и минимумом в 64, достигнув, таким образом, 64% нормальной плодовитости. В высшей степени благоприятном 1866 г. оно было свободно и легитимно опылено иллегитимными растениями, относившимися к данному и к V классам, и дало в среднем на восемь коробочек по 86 семян, с максимумом в 109 и минимумом в 61, и достигло, таким образом, 66% нормальной плодовитости. Это было растение, у которого, как уже было упомянуто, некоторые пыльники самых длинных тычинок были контабесцентны.

Растение 27. Это среднестолбчатое растение, опыленное в 1864 году тем же способом, как и предыдущее, дало в среднем на десять коробочек по 99,4 семени, с максимумом в 122 и минимумом в 53, достигнув, таким образом, 76% нормальной плодовитости. Если бы год был более благоприятным, его плодовитость была бы, вероятно, несколько больше, но, судя по предыдущему опыту, лишь в небольшой степени.

Растение 28. Это среднестолбчатое растение, легитимно опыленное в благоприятном 1866 году способом, описанным под № 26, дало в среднем на восемь коробочек по 89 семян, с максимумом в 119 и минимумом в 69, произведя, таким образом, 68% полного количества семян. Среди пыльцы обеих групп пыльников почти столько же зерен было мелких и сморщенных, сколько и здоровых.

Растение 29. Это длинностолбчатое растение было легитимно опылено в неблагоприятном 1864 году способом, описанным под № 26, и дало в среднем на десять коробочек по 84,6 семени, с максимумом в 132 и минимумом в 47, достигнув, таким образом, 91% нормальной плодовитости. В высшей степени благоприятном 1866 году опыленное способом, описанным под № 26, оно дало в среднем на девять коробочек (одна плохая коробочка была исключена) по 100 семян, с максимумом в 121

и минимумом в 77. Это растение превышало, таким образом, нормальный стандарт и произвело 107% семян. В обеих группах пыльников было порядочно плохих и сморщенных зерен пыльцы, но не так много, как у предыдущего растения.

Растение 30. Это длинностолбчатое растение было легитимно опылено в 1866 году способом, описанным под № 26, и дало в среднем на восемь коробочек по 94 семени, с максимумом в 106 и минимумом в 66, так что оно превысило нормальный стандарт, дав 101% семян.

Растение 31. Несколько цветов на этом длинностолбчатом растении были искусственно и легитимно опылены одним из братских иллегитимных среднестолбчатых растений; пять коробочек содержали в среднем по 90,6 семени, с максимумом в 97 и минимумом в 79. Таким образом, насколько можно судить по такому небольшому числу коробочек, это растение достигло при таких благоприятных обстоятельствах 98% нормального стандарта.

Класс VII. *Иллегитимные растения, происходящие от среднестолбчатых родителей, опыленных пыльцой самых длинных тычинок короткостолбчатой формы.*

В предыдущей главе было показано, что союз, в результате которого выращивались эти иллегитимные растения, гораздо более плодовит, чем какой-либо другой иллегитимный союз; так, среднестолбчатый родитель, опыленный таким образом, дал в среднем (все очень плохие коробочки были исключены) 102,8 семени, с максимумом в 130, и сеянцы в данном классе не утратили нисколько своей плодовитости. Было выращено сорок растений; они достигли своей нормальной высоты и были покрыты семенными коробочками. Не наблюдал я также здесь контабесцентных пыльников. Особенно следует также отметить, что растения эти, в отличие от того, что имело место в любом из предыдущих классов, состояли из всех трех форм, а именно: восемнадцати короткостолбчатых, четырнадцати длинностолбчатых и восьми среднестолбчатых растений. Так как растения эти были очень плодовиты, то я подсчитал семена только в двух следующих случаях.

Растение 32. Это среднестолбчатое растение было свободно и легитимно опылено в неблагоприятном 1864 году многочисленными окружающими легитимными и иллегитимными растениями. Восемь коробочек дали в среднем по 127,2 семени, с максимумом в 144 и минимумом в 96, так что это растение достигло 98% нормального стандарта.

Растение 33. Это короткостолбчатое растение было опылено подобным же образом и в то же время, что и предыдущее; десять коробочек дали в среднем по 113,9 семени, с максимумом в 137 и минимумом в 90. Таким образом, это растение произвело не менее 137% семян по сравнению с нормальным стандартом.

Заключительные замечания об иллегитимном потомстве трех форм Lythrum salicaria

На основании того, что в природе три формы встречаются приблизительно в одинаковых количествах,[82] и на основании результатов высева естественно полученных семян можно предполагать, что каждая форма при легитимном опылении воспроизводит все три формы в почти равных количествах. Мы видели (и факт этот весьма замечателен), что все пятьдесят шесть растений, происшедших от длинностолбчатой формы, иллегитимно опыленной пыльцой той же самой

формы (классы I и II), были длинностолбчатыми. Короткостолбчатая форма при самоопылении (класс III) произвела восемь короткостолбчатых растений и одно длинностолбчатое, а среднестолбчатая форма, опыленная таким же образом (класс IV), произвела три среднестолбчатых и одного длинностолбчатого потомка; таким образом, эти две формы при иллегитимном опылении пыльцой той же формы обнаруживают сильную, но не исключительную тенденцию к воспроизведению родительской формы. Когда короткостолбчатая форма была иллегитимно опылена длинностолбчатой формой (класс V), а также, когда среднестолбчатая форма была иллегитимно опылена длинностолбчатой (класс VI), то в обоих случаях были воспроизведены только две родительские формы. Так как от этих двух союзов было выращено тридцать семь растений, мы можем с значительной уверенностью считать, что, как правило, растения, происшедшие таким образом, состоят обычно из обеих родительских форм, но без третьей формы. Однако, когда среднестолбчатая форма была иллегитимно опылена самыми длинными тычинками короткостолбчатой (класс VII), это правило оказалось несостоятельным, так как сеянцы принадлежали ко всем трем формам. Иллегитимный союз, от которого выращивались эти последние сеянцы, как уже раньше было отмечено, исключительно плодовит, и сами сеянцы не обнаруживали никаких признаков стерильности и вырастали до своей полной высоты. На основании этих фактов и аналогичных данных, которые еще будут приведены относительно Oxalis, кажется вероятным, что в природных условиях пестик каждой формы обычно получает при помощи насекомых пыльцу тычинок соответствующей длины двух других форм. Но последний приведенный выше случай показывает, что применение двух сортов пыльцы не является необходимым для образования всех трех форм. Гильдебранд предполагал, что причиной регулярного и естественного воспроизведения всех трех форм является то обстоятельство, что некоторые цветы опыляются одним сортом пыльцы, другие же на том же самом растении — другим сортом пыльцы. Наконец, из трех форм длинностолбчатая обнаруживает наиболее сильную тенденцию к воспроизведению ее в потомстве, будут ли при этом длинностолбчатыми оба или один из родителей, или же ни один из них не будет длинностолбчатым.

Таблица 30

Сведенные в таблицу результаты наблюдений над плодовитостью предыдущих иллегитимных растений, легитимно опыленных, по большей части иллегитимными растениями, как это описано в каждом опыте. Растения 11, 12 и 13, как иллегитимно опыленные, исключены.

Нормальные стандарты плодовитости трех форм, легитимно и естественно опыленных

Формы	Среднее число семян на одну коробочку	Максимальное число в одной какой-либо коробочке	Минимальное число в одной какой-либо коробочке
Длинностолбчатая	93	159	Не учитывалось, так как все очень плохие коробочки были отброшены
Среднестолбчатая	130	151	
Короткостолбчатая	83,5	112	

ТАБЛИЦА 30

(*Продолжение*)

КЛАССЫ I и II. — *Иллегитимные растения, происшедшие от длинностолбчатых родителей, опыленных пыльцой среднедлинных и самых коротких тычинок собственной формы.*

Номер растения	Форма	Среднее число семян на одну коробочку	Максимальное число в одной какой-либо коробочке	Минимальное число в одной какой-либо коробочке	Среднее число семян, выраженное в процентах к нормальному стандарту
Растение 1 . .	Длинностолбчатая	0	0	0	0
» 2 .		4,5	?	0	5
3 . .		4,5	?	0	5
4 . . .		4,5	?	0	5
» 5 . . .		0 или 1	2	0	0 или 1
6 . .		0	0	0	0
7 . . .		36,1	47	22	39
8 . . .		41,1	73	11	44
9 . . .		57,1	86	23	61
10 . . .	»	44,2	69	25	47

КЛАСС III. — *Иллегитимные растения, происшедшие от короткостолбчатых родителей, опыленных пыльцой самых коротких [среднедлинных? — Ред.] тычинок собственной формы.*

Растение 14 . . .	Короткостолбчатая	28,3	51	11	33
15 . .	»	32,6	49	20	38
16 . . .	»	77,8	97	60	94
17 . . .	Длинностолбчатая	76,3	88	57	82

КЛАСС IV. — *Иллегитимные растения, происшедшие от среднестолбчатых родителей, опыленных пыльцой самых длинных тычинок собственной формы.*

Растение 18 . . .	Среднестолбчатая	102,6	131	63	80
» 19 . . .	»	73,4	87	64	56
» 20 . . .	Длинностолбчатая	69,6	83	52	75

КЛАСС V. — *Иллегитимные растения, происшедшие от короткостолбчатых родителей, опыленных пыльцой среднедлинных тычинок длинностолбчатой формы.*

Растение 21 . . .	Короткостолбчатая	43,0	63	26	52
» 22 . . .	»	100,5	123	86	121
23 . . .	»	113,5	123	93	136
24 . . .	Длинностолбчатая	82,0	120	67	88
25 . . .		122,5	149	84	131

КЛАСС VI. — *Иллегитимные растения, происшедшие от среднестолбчатых родителей, опыленных пыльцой самых коротких тычинок длинностолбчатой формы.*

Растение 26 . . .	Среднестолбчатая	86,0	109	61	66
» 27 . . .	»	99,4	122	53	76
» 28 . . .	»	89,0	119	69	68
» 29 . . .	Длинностолбчатая	100,0	121	77	107
30 . . .	»	94,0	106	66	101
31 . . .		90,6	97	79	98

Таблица 30

(Продолжение)

Класс VII. *Иллегитимные растения, происшедшие от среднестолбчатых родителей, опыленных пыльцой самых длинных тычинок короткостолбчатой формы.*

Номер растения	Форма	Среднее число семян на одну коробочку	Максимальное число в одной какой-либо коробочке	Минимальное число в одной какой-либо коробочке	Среднее число семян, выраженное в процентах к нормальному стандарту
Растение 32 . . .	Среднестолбчатая	127,2	144	96	98
» 33 . . .	Короткостолбчатая	113,9	137	90	137

Пониженная плодовитость большинства этих иллегитимных растений представляет собою во многих отношениях весьма замечательное явление. Тридцать три растения в семи классах были подвергнуты различным опытам, и семена тщательно подсчитывались. Некоторые из них были искусственно опылены, но громадное большинство было свободно опылено (и это лучший и более естественный метод) другими иллегитимными растениями при помощи насекомых. В правом столбце предшествующей таблицы, [в котором среднее число семян выражено] в процентах [от нормального стандарта], можно заметить большую разницу в плодовитости между растениями первых четырех и последних трех классов.

В первых четырех классах растения происходили от трех форм, иллегитимно опыленных пыльцой, взятой с той же формы, и только в редких случаях с того же растения. Необходимо обратить внимание на последнее обстоятельство, потому что, как я показал в другом месте,* большинство растений, при опылении своей собственной пыльцой или пыльцой с того же самого растения, является до известной степени стерильным, и сеянцы, выращенные от таких союзов, также в известной степени стерильны, карликового роста и слабы.

Ни одно из девятнадцати иллегитимных растений в первых четырех классах не было вполне плодовитым; однако одно было почти таковым, дав 96% надлежащего числа семян. От этой высокой степени плодовитости мы имеем много нисходящих градаций, прежде чем достигнем абсолютного нуля, когда растения, хотя и несут много цветов, не образуют в течение нескольких лет подряд ни одного семени или даже семенной коробочки. Некоторые из наиболее стерильных растений не приносят даже ни одного семени при легитимном опылении пыльцой легитимных растений. Есть много оснований думать, что первые семь растений в I и II классах были потомством длинностолбчатого растения, опыленного пыльцой самых коротких тычинок своей собственной формы, и эти растения были наиболее стерильными из всех. Остальные

* «Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном царстве», 1876 (см. наст. издание, том VI).

растения в I и II классах были почти наверное продуктом пыльцы среднедлинных тычинок, и хотя они были очень стерильны, но все же в меньшей степени, чем первая группа. Ни одно из растений первых четырех классов не достигло полного, свойственного ему роста; первые семь, которые были наиболее стерильными из всех (как уже упоминалось), были в то же время наиболее карликовыми; многие из них так и не достигли и половины свойственного им роста. Эти растения зацветали в более позднем возрасте и позже по времени года, чем они должны были бы это делать. Пыльники во многих цветах этих растений и в цветах некоторых других растений первых шести классов были либо контабесцентны, либо заключали многочисленные мелкие и сморщенные зерна пыльцы. Так как у меня одно время появилось подозрение, что пониженная плодовитость иллегитимных растений зависит только от поражения пыльцы, то я должен здесь отметить, что это безусловно не так, потому что многие из них, опыленные здоровой пыльцой легитимных растений, не дали полного количества семян; таким образом, несомненно, что тут поражены как женские, так и мужские репродуктивные органы. В каждом из семи классов растения сильно отличались по своей средней степени плодовитости, хотя и происходили от одних и тех же родителей, были высеяны в одно и то же время и в одну и ту же почву.

Если мы обратимся теперь к пятому, шестому и седьмому классам, то, взглянув на правый столбец таблицы, найдем почти равные количества растений с процентным количеством семян выше нормального и ниже его. Так как у большинства растений число образующихся семян сильно варьирует, то можно подумать, что и данный случай является примером простой изменчивости. Но поскольку дело идет о менее плодовитых растениях в этих трех классах, эта точка зрения должна быть отвергнута: во-первых, потому, что ни одно из растений V класса не достигло своей надлежащей высоты,— это показывает, что они каким-то образом были поражены; во-вторых, потому, что многие растения V и VI классов образовали пыльники, которые были либо контабесцентны, либо содержали мелкие и сморщенные зерна пыльцы. И так как в этих случаях мужские органы были явно повреждены, наиболее вероятным является заключение, что и женские органы их в некоторых случаях также пострадали и что это и является причиной уменьшенного числа семян.

Что касается шести растений в этих трех классах, давших очень высокое процентное количество семян, то естественно возникает мысль, что нормальный стандарт плодовитости для длинностолбчатой и короткостолбчатой форм (а только с ними мы имеем здесь дело) был установлен слишком низким и что шесть иллегитимных растений просто вполне плодовиты. Стандарт для длинностолбчатой формы был выведен на основании подсчета семян в двадцати трех коробочках, а для короткостолбчатой формы — в двадцати пяти коробочках. Я не утверждаю, что этих количеств коробочек достаточно для абсолютной точности, но мой опыт заставляет меня думать, что и этого достаточно, чтобы получить вполне хорошие результаты. Так как, однако, максимальное число, наблюдавшееся в двадцати пяти коробочках короткостолбчатой формы, было низким, стандарт в этом случае, возможно, также является недостаточно высоким. Однако в случае иллегитимных растений нужно иметь в виду, что для того, чтобы избежать переоценки их бесплодия, всегда выбирались десять самых лучших коро-

бочек и что годы 1865 и 1866, в течение которых велись опыты с растениями трех последних классов, были чрезвычайно благоприятными для образования семян. Если бы этот порядок выбора самых лучших коробочек в благоприятные годы был применен для получения нормальных стандартов, вместо того чтобы брать в разные годы первые попавшиеся под руку коробочки, стандарты были бы, без сомнения, значительно выше, и таким образом, возможно, мог бы быть объяснен тот факт, что шесть вышеуказанных растений дали неестественно высокий процент семян. С этой точки зрения, эти растения на самом деле просто вполне плодовиты, а не сверхплодовиты в ненормальной степени. Тем не менее, так как признаки всякого рода изменчивы, особенно у организмов, подвергающихся ненормальному обращению, и так как растения четырех первых, более стерильных классов, будучи того же происхождения и подвергаясь тем же мерам воздействия, несомненно очень сильно варьировали по степени своей стерильности, то возможно, что некоторые растения в последних, более плодовитых классах изменились таким образом, что приобрели ненормальную степень плодовитости. Нужно, однако, заметить, что если мои стандарты ошибочны, как слишком низкие, то стерильность всех многочисленных стерильных растений в различных классах должна была бы быть определена значительно выше. Наконец, мы видим, что все иллегитимные растения в четырех первых классах более или менее стерильны, некоторые абсолютно бесплодны и только одно почти вполне плодовито; в трех последних классах некоторые из растений умеренно стерильны, в то время как другие вполне плодовиты или, возможно, избыточно плодовиты.

Последний пункт, который должен быть здесь отмечен, поскольку способы сравнения это допускают, заключается в том, что существует обычно известная степень зависимости между бесплодием иллегитимного союза некоторых родительских форм и бесплодием их иллегитимного потомства. Так, два иллегитимных союза, от которых произошли растения VI и VII классов, принесли значительные количества семян и только немногие из этих растений были до известной степени стерильны. С другой стороны, иллегитимные союзы между растениями одной и той же формы всегда дают очень мало семян, и их потомство очень стерильно. Длинностолбчатые родительские растения, опыленные пыльцой самых коротких тычинок своей собственной формы, оказываются несколько более стерильными, чем при опылении среднедлинными тычинками своей собственной формы, и сеянцы от первого союза значительно более стерильны, чем сеянцы от последнего союза. В противоположность этим соотношениям короткостолбчатые растения, иллегитимно опыленные пыльцой среднедлинных тычинок длинностолбчатой формы (класс V), очень стерильны, между тем как некоторые растения из потомства, выращенного от этого союза, были далеки от высокой стерильности. Можно добавить, что существует довольно тесный параллелизм во всех классах между степенью стерильности растений и карликовостью их роста. Как уже отмечалось, иллегитимное растение, опыленное пыльцой легитимного растения, несколько повышало свою плодовитость. Важность некоторых предыдущих выводов станет очевидной в конце этой главы, когда мы сравним иллегитимные союзы между формами одного и того же вида и их иллегитимное потомство с гибридными союзами различных видов и с их гибридным потомством.

Oxalis

Никто не сравнивал легитимного и иллегитимного потомства какого-либо триморфного вида этого рода. Гильдебранд высевал семена иллегитимно опыленной *Oxalis Valdiviana,** но они не взошли, и этот факт, как он отмечает, подтверждает мой взгляд, что иллегитимный союз похож на гибрида между двумя различными видами, так как семена в этом последнем случае также часто невсхожи.

Следующие наблюдения относятся к природе форм, появляющихся среди легитимного потомства *Oxalis Valdiviana*. Гильдебранд вырастил, как это описано в только что цитированной работе, 211 сеянцев от всех шести легитимных союзов, и в потомстве каждого союза появлялись [все] три формы. Например, длинностолбчатые растения были легитимно опылены пыльцой самых длинных тычинок среднестолбчатой формы, и потомство состояло из 15 длинностолбчатых, 18 среднестолбчатых и 6 короткостолбчатых [растений]. Мы видим здесь, что образовалось небольшое число короткостолбчатых растений, хотя ни один из родителей не был короткостолбчатым, и так же было с другими легитимными союзами. Из вышеупомянутых 211 сеянцев 173 относились к тем же двум формам, что и их родители, и только 38 относились к третьей форме, отличной от каждого из родителей. В случае *O. Regnell.* результат, по наблюдениям Гильдебранда, был почти тот же, но только еще более поразительный: все потомство четырех легитимных союзов принадлежало к двум родительским формам, в то время как среди потомства двух других легитимных союзов оказалась и третья форма. Так, из 35 ** сеянцев от шести легитимных союзов 35 относилось к тем же двум формам, что и их родители, и только 8 — к третьей форме. Фриц Мюллер также вырастил в Бразилии сеянцы от длинностолбчатых экземпляров *O. Regnelli*, легитимно опыленного пыльцой самых длинных тычинок среднестолбчатой формы, и все они относились к двум родительским формам.*** Наконец, мною были выращены сеянцы от длинностолбчатых экземпляров *O. speciosa*, легитимно опыленного короткостолбчатой формой, а также от последней, реципрокно опыленной длинностолбчатой; они состояли из 33 длинностолбчатых и 26 короткостолбчатых растений, [но] ни одного среднестолбчатого [среди них] не было. Не может быть поэтому никакого сомнения в том, что легитимное потомство любых двух форм Oxalis имеет тенденцию относиться к тем же двум формам, что и его родители, но случайно может появиться большое число сеянцев, относящихся к третьей форме; последний факт, как замечает Гильдебранд, может быть объяснен атавизмом, так как некоторые из их предков почти наверное относились к третьей форме.

Когда, однако, какая-либо форма Oxalis опыляется иллегитимно пыльцой той же формы, сеянцы неизменно оказываются принадлежащими к этой форме. Так, Гильдебранд сообщает,**** что длинностолбчатые экземпляры *O. rosea*, росшие изолированно, из года в год размножались в Германии семенами и всегда давали длинностолбчатые растения. Далее, 17 сеянцев были выращены от среднестолбчатых экземпляров *O. hedysaroides*, росших изолированно, и все они были среднестолбчатыми. Таким образом, формы Oxalis при иллегитимном опылении собственной пыльцой ведут себя подобно длинностолбчатой форме *Lythrum salicaria*, которая при таком опылении всегда производила у меня длинностолбчатое потомство.

* «Bot. Zeitung», 1871, стр. 433, примечание.

** [Опечатка в английском издании. Очевидно, должно быть: 43. — *Ред.*]

*** «Jenaische Zeitschrift», etc., Band VI, 1871, S. 75.

**** Ueber den Trimorphismus in der Gattung Oxalis. «Monatsberichte der Akad. der Wiss. zu Berlin», 21 June, 1866, S. 373, и «Bot. Zeitung», 1871, S. 435.

Primula

Primula Sinensis

Я вырастил в течение февраля 1862 г. [из семян] нескольких длинностолбчатых растений, иллегитимно опыленных пыльцой той же формы, двадцать семь сеянцев. Все они были длинностолбчатыми. Они оказались вполне плодовитыми или даже чрезвычайно плодовитыми; так, десять цветов, опыленных пыльцой других растений из той же партии, дали девять коробочек, содержавших в среднем по 39,75 семени, с максимумом в одной коробочке в 66 семян. Четыре других цветка, легитимно опыленных пыльцой легитимного растения, и четыре цветка последнего, опыленных пыльцой иллегитимных сеянцев, дали семь коробочек с средним числом семян 53, и максимальным 72. Должен указать, что я натолкнулся на ряд затруднений при установлении нормального стандарта плодовитости для различных союзов этого вида, так как результаты очень расходились в течение ряда последовательных лет, и семена так сильно варьировали по величине, что было трудно решить, какие из них должны считаться хорошими. Для того чтобы избежать переоценки бесплодия различных иллегитимных союзов, я установил нормальный стандарт настолько низким, насколько было возможно.

Из предшествующих двадцати семи иллегитимных растений, опыленных пыльцой своей собственной формы, было выращено двадцать пять внучатных сеянцев, и все они были длинностолбчатыми, так что в двух иллегитимных поколениях было выращено пятьдесят два растения, и все они без исключения оказались длинностолбчатыми. Эти внуки росли очень сильно и вскоре обогнали в росте две другие группы иллегитимных сеянцев различного происхождения и одну группу равностолбчатых сеянцев, которая сейчас будет описана. Я ожидал поэтому, что из них получатся очень орнаментальные растения, но когда они зацвели, они, казалось, как заметил мой садовник, вернулись к дикому состоянию, так как лепестки их были бледно окрашены, узки, частью не соприкасались друг с другом, плоски, по середине большей частью глубоко выемчаты, но волнисты по краю и с желтым глазком или бросающимся в глаза центром. Вообще, эти цветы поразительно отличались от цветов их прародителей, и это, я думаю, может быть объяснено только принципом реверсии. Большинство пыльников на одном из растений были контабесцентны. Семнадцать цветов на внуках было иллегитимно опылено пыльцой, взятой с других сеянцев той же группы; они дали четырнадцать коробочек, содержавших в среднем по 29,2 семени, в то время как они должны были содержать около 35 семян. Пятнадцать цветов, легитимно опыленных пыльцой с иллегитимного короткостолбчатого растения (принадлежавшего к группе, которая сейчас будет описана), дали четырнадцать коробочек, содержавших в среднем по 46 семян, а они должны были содержать самое меньшее 50 семян. Таким образом, эти внуки иллегитимного происхождения, повидимому, утратили, хотя и в очень слабой степени, свою нормальную плодовитость.

Вернемся теперь к короткостолбчатой форме: от одного растения этого сорта, опыленного пыльцой его собственной формы, я вырастил в феврале 1862 г. восемь сеянцев; семь из них были короткостолбчатые и один длинностолбчатый. Они росли медленно и за все время так и не достигли полного роста обыкновенных растений: некоторые из них

цвели преждевременно, а другие в конце лета. Четыре цветка на этих короткостолбчатых сеянцах и четыре на одном длинностолбчатом сеянце были иллегитимно опылены пыльцой собственной формы и дали всего лишь три коробочки, содержавшие в среднем по 23,6 семени, с максимумом в 29; но мы не можем судить об их плодовитости по такому небольшому количеству коробочек; у меня бо̀льшие сомнения относительно нормального стандарта для этого союза, чем относительно какого-либо другого, но я думаю, что немного выше двадцати пяти семян будет правильной оценкой. Восемь цветов на тех же самых короткостолбчатых растениях и на одном длинностолбчатом иллегитимном растении были реципрокно и легитимно перекрестно опылены; они дали пять коробочек, которые содержали в среднем по 28,6 семени, с максимумом в 36. Реципрокное перекрестное опыление между легитимными растениями двух форм дало бы в среднем самое меньшее 57 семян, с возможным максимумом в 74 семени, так что эти иллегитимные растения стерильны при легитимном скрещивании.

Мне удалось вырастить от вышеупомянутых семи короткостолбчатых иллегитимных растений, опыленных пыльцой их собственной формы, только шесть растений — внуков первого союза. Они, подобно своим родителям, были низкого роста и такого слабого сложения, что четыре из них погибли до цветения. Среди обыкновенных растений у меня редко погибало более одного растения из большой группы. Два внука, которые выжили и цвели, были короткостолбчатыми; двенадцать их цветов были опылены пыльцой их собственной формы; они дали двенадцать коробочек, содержавших в среднем по 28,2 семени, так что эти два растения, хотя и принадлежали к такой слабой группе, были немного более плодовиты, чем их родители, а может быть, и совершенно не̇ были стерильными. Четыре цветка на этих же двух внуках были легитимно опылены длинностолбчатым иллегитимным растением и дали четыре коробочки, содержавшие только по 32,2 семени вместо почти 64 семян, что является нормальной средней для легитимно опыленных легитимных короткостолбчатых растений.

Итак, я вырастил сначала из [семян] короткостолбчатого растения, опыленного пыльцой собственной формы, одно длинностолбчатое и семь короткостолбчатых иллегитимных сеянцев. Эти сеянцы были легитимно перекрестно опылены, и из их семян было выращено пятнадцать растений, внуков первого иллегитимного союза, которые, к моему удивлению, все оказались короткостолбчатыми. Двенадцать короткостолбчатых цветов из [числа] принесенных этими внуками были иллегитимно опылены пыльцой, взятой с других растений той же самой группы, и дали восемь коробочек, содержавших в среднем по 21,8 семени, с максимумом в 35. Эти цифры немного ниже нормального стандарта для такого союза. Шесть цветов были также легитимно опылены пыльцой иллегитимного длинностолбчатого растения и дали только три коробочки, содержавшие в среднем по 23,6 семени, с максимумом в 35. Такой союз легитимных растений должен был бы дать среднее в 64 семени, с возможным максимумом в 73 семени.

Краткий обзор [*данных*] *о* [*наследственной*] *передаче формы, конституции и плодовитости в иллегитимном потомстве Primula Sinensis.*—Что касается длинностолбчатых растений, то их иллегитимное потомство, пятьдесят два [сеянца] которого были выращены в течение

двух поколений, было все длинностолбчатым.* Эти растения росли очень сильно, но в одном случае цветы были малы и выглядели так, как если бы они вернулись к дикому состоянию. В первом иллегитимном поколении они были вполне плодовиты, а во втором их плодовитость была лишь очень незначительно снижена. Что касается короткостолбчатых растений, то двадцать четыре из [числа] двадцати пяти их иллегитимных потомков были короткостолбчатыми. Они были карликового роста, и одна группа внуков была столь слабого сложения, что четыре из шести растений погибли до цветения. Два переживших, иллегитимно опыленные пыльцой собственной формы, были несколько менее плодовиты, чем они должны были бы быть, но ослабление их плодовитости ясно обнаружилось особым и неожиданным способом, а именно — при легитимном их опылении другими иллегитимными растениями: так, всего восемнадцать цветов были опылены таким способом и они дали двенадцать коробочек, содержавших в среднем только по 28,5 семени, с максимумом в 45. Между тем, легитимное короткостолбчатое растение дало бы при легитимном опылении в среднем 64 семени, с возможным максимумом в 74. Этот особый род уменьшения плодовитости, может быть, станет более понятным путем сравнения: мы можем допустить, что у человека при обыкновенном браке родится в среднем шесть детей, но что при кровосмесительном браке родится только трое. По аналогии с *Primula Sinensis*, стерильность детей от таких кровосмесительных браков, если они продолжают вступать в кровосмесительные браки, возрастет лишь очень незначительно, но их плодовитость не восстанавливается нормальным браком, потому что, если двое детей, происшедших от кровосмесительных браков, но не состоящих друг с другом ни в какой степени родства, женятся, брак их будет, конечно, вполне легитимным, и тем не менее он даст не более половины нормального числа детей.

Равностолбчатая разновидность Primula Sinensis.— Так как какое-либо изменение в строении органов воспроизведения, связанное с изменением функции,— явление редкое, то следующие факты заслуживают подробного изложения. Мое внимание было впервые привлечено к этому предмету наблюдением, сделанным в 1862 г. над длинностолбчатым растением, которое происходило от самоопыленного длинностолбчатого родителя, у которого часть цветов находилась в ненормальном состоянии, а именно — тычинки были расположены в нижней части венчика, как у обычной длинностолбчатой формы, но пестики были так коротки, что рыльца находились на одном уровне с пыльниками. Эти рыльца были почти так же шаровидны и гладки, как у короткостолбчатой формы, вместо того, чтобы быть удлиненными и шероховатыми, как у длинностолбчатой формы. Здесь, таким образом, мы имеем комбинацию в одном и том же цветке коротких тычинок длинностолбчатой формы с пестиком, очень похожим на пестик короткостолбчатой формы. Но строение сильно варьировало даже в одном и том же зонтике: так, в двух цветках пестик по своей длине занимал промежуточное положение между пестиками длинно- и короткостолбчатой форм,— с рыльцем продолговатым, как у первой, и гладким, как у второй, а строение трех других цветов было во всех отношениях сходно

* Д-р Гильдебранд, первый, кто обратил внимание на этот предмет («Bot. Zeitung», 1864, S. 5), вырастил от подобного иллегитимного союза семнадцать растений, из которых четырнадцать были длинностолбчаты и три короткостолбчаты. От короткостолбчатого растения, иллегитимно опыленного его собственной пыльцой, он вырастил четырнадцать растений, из которых одиннадцать были короткостолбчаты, а три длинностолбчаты.

со строением цветов длинностолбчатой формы. Эти модификации показались мне столь замечательными, что я опылил восемь цветов их собственной пыльцой и получил пять коробочек, содержавших в среднем по 43 семени; эта цифра показывает, что цветы стали ненормально плодовитыми по сравнению с цветами обычных длинностолбчатых самоопыленных растений. Это побудило меня изучить растения в нескольких небольших коллекциях, и в результате оказалось, что равностолбчатая разновидность встречается не редко.

В природных условиях длинно- и короткостолбчатая формы, без сомнения, встречаются почти в равных количествах, как я заключаю по аналогии с другими гетеростильными видами Primula и на основании того, что я вырастил две формы данного вида точно в равных количествах от цветов, которые были *легитимно* перекрестно опылены. Преобладание в приводимой таблице длинностолбчатой

Таблица 31

Primula Sinensis

Имя владельца или название местности	Длинностолбчатая форма	Короткостолбчатая форма	Равностолбчатая разновидность
М-р Горвуд .	0	0	17
М-р Дёк . . .	20	0	9
Бэстон	30	18	15
Чичестер . . .	12	9	2
Голвуд . . .	42	12	0
Хай Элмс .	16	0	0
Уэстерхэм	1	5	0
Мои собственные растения из покупных семян . . .	13	7	0
Всего	134	51	43

формы над короткостолбчатой (в отношении 134 к 51) происходит оттого, что садовники обычно собирают семена с самоопыленных цветов, а длинностолбчатые цветы образуют спонтанно значительно больше семян (как показано в первой главе), чем короткостолбчатые, вследствие того, что пыльники длинностолбчатой формы расположены внизу внутри венчика, так что при опадании цветка пыльники задевают рыльце, а мы уже знаем также, что длинностолбчатые растения при самоопылении дают обычно длинностолбчатое потомство. При рассмотрении этой таблицы мне пришло в голову в 1862 году, что почти все растения китайской примулы, культивируемые в Англии, рано или поздно станут длинностолбчатыми или равностолбчатыми, и теперь, в конце 1876 г., я изучил пять небольших коллекций растений, и почти все они состояли из длинностолбчатых и из некоторого числа более или менее хорошо выраженных равностолбчатых растений, но не содержали ни одного короткостолбчатого.

Что касается равностолбчатых растений в таблице, то м-р Горвуд вырастил из покупных семян четыре растения, которые, как он вспоминает, определенно не были длинностолбчатыми, а либо короткостолбчатыми, либо равностолбчатыми, вероятнее последнее. Эти четыре растения содержались отдельно и могли только самоопыляться; из их семян было выращено семнадцать растений, приведенных в таблице,— все они оказались равностолбчатыми. Тычинки у них были расположены глубоко внутри венчика, как у длинностолбчатой формы, а шаровидные

и гладкие рыльца были либо тесно окружены пыльниками, либо стояли непосредственно над ними. Мой сын Уильям зарисовал для меня с помощью камеры пыльцу одного из вышеупомянутых равностолбчатых растений, и в согласии с положением тычинок зерна походили по своим малым размерам на зерна длинностолбчатой формы. Он исследовал также пыльцу двух равностолбчатых растений из Саутгемптона, и у обоих зерна пыльцы резко различались по величине в одном и том же пыльнике; значительное количество их было мелко и сморщено, в то же время многие были совершенно такой же величины, как зерна пыльцы короткостолбчатой формы, но немного более шаровидны. Возможно, что большая величина этих зерен вызвана не тем, что они приняли характер короткостолбчатой формы, а является уродством, потому что Макс Вихура наблюдал у некоторых гибридов зерна пыльцы чудовищных размеров. Большое количество мелких сморщенных зерен в вышеупомянутых двух случаях объясняет тот факт, что хотя равностолбчатые растения в общем плодовиты в высокой степени, однако некоторые из них приносят мало семян. Могу добавить, что мой сын сравнил в 1875 г. зерна пыльцы двух белоцветных растений, у которых пестик торчал над пыльниками, но ни одно из них не было настоящим длинностолбчатым или равностолбчатым, а у одного, у которого рыльце выдавалось сильнее, диаметр зерен пыльцы относился к диаметру их у другого растения, у которого рыльце выдавалось меньше, как 100 к 88; между тем, разница между зернами типичных длинностолбчатых и короткостолбчатых растений равна отношению 100 к 57. Таким образом, эти два растения находились в переходном состоянии. Вернемся к 17 растениям в первой строчке таблицы 31: по относительному положению их рылец и пыльников они едва ли могли избежать самоопыления и в соответствии с этим четыре из них спонтанно принесли не менее 180 коробочек; м-р Горвуд выбрал из них восемь хороших для посева: они содержали в среднем по 54,8 семени, с максимумом в 72. Он дал мне тридцать других, взятых наудачу, коробочек, из которых двадцать семь содержали хорошие семена, в среднем по 35,5 с максимумом в 70, но если отбросить шесть плохих коробочек, содержавших каждая менее чем 13 семян, среднее количество поднимется до 42,5. Это более высоки цифры, чем можно было бы ожидать от любой хорошо выраженной формы при самоопылении; эта высокая степень плодовитости вполне отвечает тому взгляду, что мужские органы относятся к одной форме, а женские частично к другой, так что само-союз [self-union] в случае равностолбчатой разновидности является в действительности легитимным союзом.

Высеянные семена вышеупомянутых семнадцати самоопылившихся равностолбчатых растений дали шестнадцать растений, которые все оказались равностолбчатыми и походили на своих родителей во всех вышеуказанных отношениях. Однако у одного растения тычинки были расположены в трубке венчика выше, чем у настоящей длинностолбчатой формы; у другого растения почти все пыльники были контабесцентны. Эти шестнадцать растений были внуками четырех исходных растений, которые, как мы приняли, были равностолбчатые, так что это ненормальное состояние неизменно передавалось, вероятно, на протяжении трех, а определенно на протяжении двух поколений. Плодовитость одного из этих внуков была тщательно изучена: шесть цветов были опылены пыльцой того же цветка и дали шесть коробочек, содержавших в среднем по 68 семян, с максимумом в 82 и минимумом в 40. Тринадцать коробочек, спонтанно самоопылившихся, дали в среднем по 53,2 семени, с изумительным максимумом в 97 семян в одной из коробочек. Ни в одном легитимном союзе я не наблюдал такого высокого среднего, как 68 семян, или даже приблизительно такой высокий максимум, как 82 и 97. Следовательно, эти растения не только утратили свою нормальную гетеростильную структуру и своеобразные функциональные способности, но и приобрели ненормальную степень плодовитости, если только их высокая плодовитость в самом деле не объясняется тем, что рыльца их получают пыльцу от окружающих пыльников как раз в наиболее благоприятный период

Что касается группы м-ра Дёка на таблице 31, то семена были высеяны с одного единственного растения, форма которого не была отмечена; они дали девять равностолбчатых и двадцать длинностолбчатых растений. Равностолбчатые походили во всех отношениях на только что описанные; восемь из их спонтанно самоопыленных коробочек содержали в среднем по 44,4 семени, с максимумом в 61 и минимумом в 23. Что касается 20 длинностолбчатых растений, то пестик некоторых из их цветов не поднимался так высоко, как в обычных длинностолбчатых цветах, и рыльца, хотя и надлежащим образом удлиненные, были гладки, так что мы имеем здесь слабое приближение в строении к пестику короткостолбчатой формы. Некоторые из этих длинностолбчатых растений приближались также и функционально к равностолбчатым; так, одно из них дало не менее пятнадцати спонтанно самоопылившихся коробочек, и восемь из них содержали в среднем по 31,7 семени. с максимумом в 61. Это среднее несколько низко для длинностолбчатого растения, искусственно опыленного его собственной пыльцой, но оно высоко для спонтанно самоопылившегося растения. Например, тридцать четыре коробочки, образованных спонтанно самоопылившимся иллегитимным внуком длинностолбчатого растения, содержали в среднем только по 9,1 семени, с максимумом в 46. Несколько семян, без разбора сохраненных от указанных двадцати девяти равностолбчатых и длинностолбчатых растений, дали шестнадцать сеянцев, внуков исходного растения, принадлежавшего м-ру Дёку, и они состояли из четырнадцати равностолбчатых и двух длинностолбчатых растений; я упоминаю об этом факте, как еще одном примере передачи [по наследству] равностолбчатой разновидности.

Третья группа в таблице, а именно — бэстонские растения, последняя, заслуживающая упоминания. Длинно- и короткостолбчатые растения и пятнадцать равностолбчатых растений происходили от двух различных линий. Последние произошли от одного единственного растения, относительно которого садовник положительно утверждает, что оно не было длинностолбчатым; вероятно поэтому, что оно было равностолбчатым. У всех этих пятнадцати растений пыльники занимают такое же положение, как и у длинностолбчатой формы, и тесно окружают рыльце, которое только в одном случае было слегка удлинено. Несмотря на такое расположение рыльца, цветы, как уверял меня садовник, дают небольшое количество семян, и эта разница по сравнению с предыдущим случаем, может быть, вызывается тем, что пыльца плоха, как у некоторых равностолбчатых растений из Саутгемптона.

Выводы относительно равностолбчатой разновидности P. Sinensis.—Ясно, что это вариация, а не третья, или особая, форма, как в триморфных родах Lythrum и Oxalis, потому что мы наблюдали ее первое появление на одном [из экземпляров] в группе иллегитимных длинностолбчатых растений, а в случае с сеянцами м-ра Дёка длинностолбчатые растения, лишь слегка уклоняющиеся от нормального состояния, образовались на одном и том же самоопыленном родителе, так же как и равностолбчатые растения. Положение тычинок на настоящем их месте, глубоко внутри в трубке венчика, а также незначительные размеры зерен пыльцы, показывают, во-первых, что равностолбчатая разновидность является модификацией длинностолбчатой формы, и, во-вторых, что пестик является наиболее варьирующей частью [цветка], что действительно и наблюдается у многих растений. Эта вариация часто встречается, и если она однажды появилась, то является строго наследственной. Она, однако, представляла бы мало интереса, если бы сводилась к одному только изменению строения, но последнее сопровождается и изменением плодовитости. Ее появление, повидимому, стоит в тесной связи с иллегитимным рождением родительского растения, но ко всему этому вопросу я еще вернусь позже.

Primula auricula

Хотя я и не ставил опытов над иллегитимным потомством этого вида, я останавливаюсь на нем по двум причинам: во-первых, потому, что я наблюдал два равностолбчатых растения, у которых пестик походил во всех отношениях на пестик длинностолбчатой формы, между тем как тычинки были удлинены, как у короткостолбчатой формы, так что рыльце было почти окружено пыльниками. Однако зерна пыльцы удлиненных тычинок по своим малым размерам походили на зерна пыльцы коротких тычинок, свойственных длинностолбчатой форме. Таким образом, эти растения стали равностолбчатыми, вследствие увеличения длины тычинок, а не так, как у *P. Sinensis*,— вследствие уменьшения длины пестика. М-р Дж. Скотт наблюдал пять других растений в том же состоянии, и он указывает,* что одно из них при самоопылении дало больше семян, чем дали бы обыкновенные длинно или короткостолбчатая формы, если бы они были опылены таким же способом, но что оно отличалось значительно более низкой плодовитостью, чем любая другая форма, опыленная легитимно. Таким образом, оказывается, что мужские и женские органы этой равностолбчатой разновидности изменены в некотором специальном направлении не только по строению, но и функционально. Это видно и из того необычайного факта, что как длинностолбчатые, так и короткостолбчатые растения, опыленные пыльцой равностолбчатой разновидности, дают более низкое среднее количество семян, чем в том случае, когда эти две формы опыляются своей собственной пыльцой.

Второй пункт, который следует отметить, заключается в том, что цветоводы всегда выбрасывают длинностолбчатые растения и высевают семена только короткостолбчатой формы. Тем не менее, как сообщил м-ру Скотту один человек, выращивающий этот вид в Шотландии в больших количествах, около четверти сеянцев оказывается длинностолбчатой, так что короткостолбчатая форма auricula, опыленная ее собственной пыльцой, не воспроизводит той же самой формы в такой большой пропорции, как *P. Sinensis*. Мы можем далее заключить, что, несмотря на долго продолжающееся опыление пыльцой той же формы, короткостолбчатая форма не превратилась в совершенно стерильную; но так как всегда имеется известная склонность к случайному перекрестному опылению другой формой, мы не можем сказать, насколько долго продолжалось самоопыление.

Primula farinosa

М-р Скотт говорит,** что совсем не редкость найти равностолбчатые растения у этого гетеростильного вида. Судя по размерам зерен пыльцы, это растение обязано своим строением, как и в случае *P. auricula*, ненормальному удлинению тычинок длинностолбчатой формы. В соответствии с этим взглядом, оно дает менее семян при скрещивании с длинностолбчатой формой, чем с короткостолбчатой. Однако они аномально отличаются от равностолбчатых растений *P. auricula* крайней стерильностью при опылении своей собственной пыльцой.

Primula elatior

В первой главе, на основании данных г-на Брейтенбаха, было указано на то, что равностолбчатые цветы случайно встречаются у этого вида на растениях, растущих в естественных условиях, и это единственный известный мне случай, за исключением некоторых дикорастущих экземпляров oxlip — гибрида между *P. veris* и *vulgaris*, которые были [также] равностолбчатыми. Случай г-на Брейтенбаха

* «Journal Proc. Linn. Soc.», VIII (1864), p. 91.

** Ibid., p. 115.

замечателен еще и с другой стороны, так как в двух случаях равностолбчатые цветы были найдены на растениях, которые несли как длинностолбчатые, так и короткостолбчатые цветы. Во всех других случаях эти две формы и равностолбчатая вариация развивались на различных растениях.

Primula vulgaris, Брит. флора

Var. *acaulis* Linn. и *P. acaulis* Jacq.

Var. *rubra.* — М-р Скотт утверждает,* что эта разновидность, растущая в Ботаническом саду в Эдинбурге, совершенно стерильна при опылении пыльцой обыкновенного первоцвета [*P. vulgaris*], равно как и пыльцой белой разновидности того же вида, но что несколько растений, искусственно опыленных их собственной пыльцой, дали умеренные количества семян. Он был так любезен, что прислал мне немного этих самоопыленных семян, из которых я вырастил растения, которые сейчас будут описаны. Я должен предупредить, что результаты моих опытов с сеянцами, проведенных в большом масштабе, не совпали с результатами опытов м-ра Скотта над родительским растением.

Во-первых, по отношению к передаче формы и цвета. Родительское растение было длинностолбчатым и яркопурпурного цвета. Из самоопыленных семян было выращено 23 растения; из них 18 было пурпурных, различных оттенков, а среди них 2 со слабыми полосками и пятнами желтого цвета, обнаруживая, таким образом, тенденцию к реверсии; 5 было желтых, но обычно с более ярким оранжевым центром, чем у дикорастущих цветов. Все растения обильно цвели. Все были длинностолбчатыми, но длина пестика значительно варьировала даже на одном и том же растении, будучи то немного меньше, то значительно больше, чем у нормальной длинностолбчатой формы; рыльца также варьировали по форме. Возможно поэтому, что равностолбчатая разновидность первоцвета, может быть, найдется при тщательных поисках, и я [действительно] получил два описания растений, находящихся, повидимому, в этом состоянии. Тычинки всегда занимают свойственное им положение в глубине венчика; зерна пыльцы небольшой величины, свойственной длинностолбчатой форме, но смешаны с очень мелкими сморщенными зернами. Растения этого первого поколения с желтыми и пурпурными цветами были опылены под сеткой их собственной пыльцой, и [полученные] семена высеяны отдельно. От первых выращено 22 растения; все они были с желтыми цветами и длинностолбчаты. От последних, т. е. растений с пурпурными цветами, выращено 24 длинностолбчатых растения, из которых 17 было пурпурных и 7 желтых. Последний случай представляет собою реверсию к цвету дедов или даже еще более отдаленных предков данного растения, причем всякая возможность какого-либо скрещивания была исключена. Всего было выращено 23 растения первого поколения и 46 второго, и все эти 69 иллегитимных растений были длинностолбчатыми!

Восемь растений первого иллегитимного поколения с пурпурными цветами и два с желтыми были опылены различными способами их собственной пыльцой и пыльцой обыкновенного первоцвета, и семена были раздельно подсчитаны, но так как я не мог обнаружить никакой раз-

* Journal Proc. Linn. Soc.», VIII (1864), p. 98.

Таблица 32

Primula vulgaris

Природа опытного растения и тип союза	Число опыленных цветов	Число образовавшихся коробочек	Среднее число семян в коробочке	Максимальное число семян в одной коробочке	Минимальное число семян в одной коробочке
Пурпурно- и желтоцветные иллегитимные длинностолбчатые растения, *иллегитимно* опыленные пыльцой того же растения	72	11	11,5	26	5
Пурпурно- и желтоцветные иллегитимные длинностолбчатые растения, *иллегитимно* опыленные пыльцой обыкновенного длинностолбчатого первоцвета	72	39	31,4	62	3
Или, если отбросить десять самых плохих коробочек, содержавших менее 15 семян, получим	72	29	40,6	62	18
Пурпурно- и желтоцветные иллегитимные длинностолбчатые растения, *легитимно* опыленные пыльцой обыкновенного короткостолбчатого первоцвета	26	18	36,4	60	9
Или, если отбросить две самые плохие коробочки, содержавшие менее 15 семян, получим	26	16	41,2	60	15
Длинностолбчатая форма обыкновенного первоцвета, *иллегитимно* опыленная пыльцой длинностолбчатых иллегитимных пурпурно- и желтоцветных растений	20	14	15,4	46	1
Или, если отбросить три самые плохие коробочки, получим	20	11	18,9	46	8
Короткостолбчатая форма обыкновенного первоцвета, *легитимно* опыленная пыльцой длинностолбчатых иллегитимных пурпурно- и желтоцветных растений	10	6	30,5	61	6

ницы в плодовитости между пурпурной и желтой разновидностями, результаты даны в объединенном виде в следующей таблице [стр. 181].

Если мы сравним цифры в этой таблице с цифрами, приведенными в первой главе и показывающими нормальную плодовитость обыкновенного первоцвета, то увидим, что иллегитимные пурпурно- и желтоцветные разновидности очень стерильны. Например, 72 цветка были опылены их собственной пыльцой и дали всего 11 хороших коробочек; а по стандарту они должны были дать 48 коробочек, и каждая из них должна была бы содержать в среднем по 52,2 семени, вместо 11,5 семени. Когда эти растения иллегитимно и легитимно опылялись пыльцой обыкновенного первоцвета, средние числа увеличивались, но всегда были далеки от нормального стандарта. Так же обстояло дело и при опылении обеих форм обыкновенного первоцвета пыльцой этих иллегитимных растений, и это показывает, что как мужские, так и женские органы их находились в поврежденном состоянии. Стерильность этих растений обнаруживается и другим путем, а именно: они не дают ни одной коробочки, если преградить доступ [к ним] всех насекомых (за исключением таких мелких, как трипсы), между тем как при таких же условиях обыкновенный длинностолбчатый первоцвет образует значительное количество коробочек. Поэтому не может быть сомнения в том, что плодовитость этих растений сильно понижена. Потеря ее не стоит ни в какой связи с окраской цветка; для того, чтобы установить это, я и проделал так много опытов. Так как м-р Скотт нашел, что родительское растение, росшее в Эдинбурге, было в высокой степени стерильным, то оно могло передать эту тенденцию и своему потомству, независимо от его иллегитимного происхождения. Я, однако, склонен придавать некоторый вес иллегитимности его происхождения как по аналогии с другими случаями, так особенно на основании того факта, что при легитимном опылении растений пыльцой обыкновенного первоцвета они давали в среднем, как можно видеть из таблицы, только на 5 семян больше, чем при иллегитимном опылении той же пыльцой. Кроме того, мы знаем, что для иллегитимного потомства *Primula Sinensis* в высшей степени характерно то, что оно дает лишь немногим больше семян при легитимном опылении, чем при опылении пыльцой собственной формы.

Primula veris, Брит. флора

Var. *officinalis* Linn., . *officinalis* Jacq.

Семена короткостолбчатой формы баранчиков, опыленной пыльцой той же формы, прорастают так плохо, что я вырастил из трех последовательных посевов всего только четырнадцать растений, которые состояли из девяти короткостолбчатых и пяти длинностолбчатых растений. Таким образом, короткостолбчатая форма баранчиков при самоопылении не передает этой формы так верно, как *P. Sinensis*. От длинностолбчатой формы, всегда опылявшейся пыльцой своей собственной формы, я вырастил в первом поколении три длинностолбчатых растения,— из их семян 53 длинностолбчатых внука,— из их семян 4 длинностолбчатых правнука,— из их семян 20 длинностолбчатых пра-правнуков,— и наконец, из их семян 8 длинностолбчатых и 2 короткостолбчатых пра-пра-правнука. В этом последнем поколении впервые на протяжении шести поколений появились короткостолбчатые растения,— родительское длинностолбчатое растение, опыленное пыльцой другого

растения той же формы, было принято за первое поколение. Их появление может быть приписано атавизму. От двух других длинностолбчатых растений, опыленных пыльцой их собственной формы, было выращено 72 растения, которые состояли из 68 длинностолбчатых и 4 короткостолбчатых. Таким образом, всего от иллегитимного опыления длинностолбчатых баранчиков было выращено 162 растения, состоявших из 156 длинностолбчатых и 6 короткостолбчатых.

Вернемся теперь к плодовитости и силе роста иллегитимных растений. Из [семян] короткостолбчатого растения, опыленного пыльцой собственной формы, были выращены сначала одно короткостолбчатое и два длинностолбчатых растения, а из [семян] длинностолбчатого растения, опыленного таким же образом,— три длинностолбчатых растения. Плодовитость этих 6 иллегитимных растений была тщательно изучена, но я должен предупредить, что не могу дать сколько-нибудь удовлетворительного стандарта для сравнения, поскольку дело идет о количестве семян, потому что, хотя я и подсчитал семена многих легитимных растений, опыленных легитимно и иллегитимно, числа в течение ряда последовательных лет колебались настолько сильно, что ни один стандарт не был бы пригоден для иллегитимных союзов, осуществленных в разные годы. Кроме того, семена в одной и той же коробочке часто настолько сильно отличаются друг от друга по величине, что почти невозможно решить, какие семена следует считать хорошими. Поэтому лучшим стандартом для сравнения остается относительное число опыленных цветов, которые дали коробочки, содержащие какие-либо семена.

Начну с одного иллегитимного короткостолбчатого растения. В течение трех лет было иллегитимно опылено пыльцой того же растения 27 цветов, и они дали всего лишь одну коробочку, которая, однако, содержала довольно большое для союза этого типа количество семян, а именно 23. В качестве стандарта для сравнения могу указать на то, что в течение тех же самых трех сезонов 44 цветка, развившихся на легитимных короткостолбчатых растениях, самоопылились и дали 26 коробочек, так что тот факт, что 27 цветов иллегитимного растения дали только одну коробочку, доказывает, насколько оно стерильно. Чтобы показать, что условия жизни были благоприятны, добавлю, что многочисленные особи этого и других видов Primula образовали коробочки в изобилии, хотя росли рядом и на той же самой почве с данным и следующими растениями. Стерильность вышеупомянутого иллегитимного короткостолбчатого растения зависит от того, что как мужские, так и женские его органы были в ненормальном состоянии. Это совершенно несомненно по отношению к пыльце, так как многие пыльники были сморщены или контабесцентны. Тем не менее, некоторые пыльники содержали пыльцу, которой мне удалось опылить несколько цветов иллегитимных длинностолбчатых растений, — они будут сейчас описаны. Четыре цветка на этом же короткостолбчатом растении были также легитимно опылены пыльцой одного из нижеследующих длинностолбчатых растений, но образовалась только одна коробочка, содержавшая 26 семян, а это очень низкая цифра для легитимного союза.

Что касается пяти иллегитимных длинностолбчатых растений первого поколения, происшедших от вышеуказанных самоопыленных короткостолбчатых и длинностолбчатых родителей, то плодовитость их наблюдалась в течение тех же самых трех лет. Эти пять растений при

самоопылении сильно отличались друг от друга по степени плодовитости, как это было и с иллегитимными длинностолбчатыми растениями *Lythrum salicaria,* и их плодовитость сильно колебалась в зависимости от [характера] лета. Я должен указать, в качестве стандарта для сравнения, что в те же годы 56 цветов на легитимных длинностолбчатых растениях, того же возраста и росших на такой же почве, были опылены их собственной пыльцой и дали 27 коробочек, т. е. 48%. На одном из пяти иллегитимных длинностолбчатых растений 36 цветов самоопылялось в течение трех лет, но они не дали ни одной коробочки. Многие пыльники этого растения были контабесцентны, но некоторые, повидимому, содержали здоровую пыльцу. Женские органы также не были совершенно импотентными, потому что я получил от *легитимного* скрещивания одну коробочку с хорошими семенами. На втором иллегитимном длинностолбчатом растении за те же годы было опылено собственной пыльцой 44 цветка, но они не дали ни одной коробочки. Третье и четвертое растения были в очень слабой степени более продуктивными. Наконец, пятое растение было значительно более плодовитым, так как 42 самоопыленных цветка дали 11 коробочек. В общем, в течение трех лет на этих пяти иллегитимных длинностолбчатых растениях было опылено их собственной пыльцой не менее 160 цветов, но они дали всего 22 коробочки. По стандарту, приведенному выше, они должны были бы дать 80 коробочек.

Эти 22 коробочки содержали в среднем по 15,1 семени. Учитывая вышеприведенные сомнения, я думаю, что для легитимных растений среднее число от союза этого типа должно было бы быть выше 20 семян. Двадцать четыре цветка на этих же пяти иллегитимных длинностолбчатых растениях были легитимно опылены пыльцой вышеописанного иллегитимного короткостолбчатого растения и дали всего лишь девять коробочек, что является крайне низкой цифрой для легитимного союза. Эти девять коробочек, однако, содержали в среднем по 38 по внешнему виду хороших семян, т. е. такое большое число их, какое лишь иногда дают легитимные растения. Но это высокое среднее почти наверно ошибочно, и я упомянул об этом факте с целью показать трудность получения правильных результатов, так как это среднее обусловлено главным образом двумя коробочками, содержавшими необычайные количества в 75 и 56 семян; однако, хотя я и чувствовал себя обязанным учесть эти семена, они были настолько плохими, что, судя по опытам, произведенным в другом случае, я полагаю, что ни одно из них не взошло бы, а следовательно их и не следовало бы включать. Наконец, 20 цветов были легитимно опылены пыльцой легитимного растения, и это увеличило их плодовитость, так как они дали 10 коробочек. Тем не менее, и это является слишком низкой величиной для легитимного союза.

Поэтому, не может быть сомнения в том, что эти пять длинностолбчатых растений и одно короткостолбчатое растение первого иллегитимного поколения были крайне стерильны. Их стерильность сказывалась, как и у гибридов, еще и иным путем, а именно — обильным цветением и особенно большой продолжительностью [жизни] цветов. Так, например, я опылил много цветов на этих растениях, а пятнадцать дней спустя (именно, 22 марта) опылил многочисленные длинностолбчатые и короткостолбчатые цветы обыкновенных баранчиков, росших рядом. Последние 8 апреля завяли, между тем как большинство иллегитимных цветов оставались совершенно свежими еще много дней спустя,—

некоторые их этих иллегитимных растений после опыления оставались в полном цвету свыше месяца.

Обратимся теперь к плодовитости 53 иллегитимных длинностолбчатых внуков, происшедших от длинностолбчатого растения, которое сначала было опылено своею собственной пыльцой. Пыльца у двух из этих растений содержала массу мелких сморщенных зерен. Тем не менее, они были не очень стерильны, так как 25 цветов, опыленных своею собственной пыльцой, образовали 15 коробочек, содержавших в среднем по 16,3 семени. Как уже было указано, вероятное среднее для легитимных растений в случае такого союза немного выше 20 семян. Эти растения были поразительно здоровы и сильны, пока они находились в исключительно благоприятных условиях в горшках в оранжерее, и такой способ культуры сильно увеличивает плодовитость баранчиков. Когда эти же растения были высажены на следующий год (который, однако, был неблагоприятным) на открытый воздух в хорошую почву, 20 самоопыленных цветов дали только 5 коробочек, содержавших крайне мало и [к тому же] плохих семян.

Четыре длинностолбчатых правнука были выращены от самоопыленных внуков и содержались в тех же в высшей степени благоприятных условиях в оранжерее; 10 их цветов были опылены пыльцой собственной формы и дали высокое число в 6 коробочек, содержавших в среднем по 18,7 семени. Из этих семян было выращено 20 длинностолбчатых пра-правнуков, которые также содержались в оранжерее. Тридцать их цветов были опылены их собственной пыльцой и дали 17 коробочек, содержавших в среднем не менее чем по 32, большей частью хороших семян. Кажется, поэтому, что плодовитость этих растений в четвертом иллегитимном поколении до тех пор, пока они содержались в весьма благоприятных условиях, не уменьшилась, а скорее даже увеличилась. Однако результаты получились совершенно другие после высадки их на открытый воздух в хорошую почву, где другие баранчики хорошо росли и были вполне плодовиты: эти иллегитимные растения оказались очень карликового роста и крайне стерильными, несмотря на то, что посещались насекомыми и должны были бы легитимно опыляться окружающими легитимными растениями. Целый ряд этих растений четвертого иллегитимного поколения, выставленных таким образом на открытый воздух и легитимно опыленных, дал всего лишь 3 коробочки, содержавших в среднем только по 17 семян. За следующую зиму почти все эти растения погибли, а немногие пережившие были жалки и больны, в то время как окружающие легитимные растения ни в малейшей степени не пострадали.

Семена пра-правнуков были высеяны, и из них выросло 8 длинностолбчатых и 2 короткостолбчатых растения пятого иллегитимного поколения. Они, еще находясь в оранжерее, давали меньшие листья и более короткие цветоносы, чем несколько легитимных растений, с которыми они соревновались в росте, но нужно принять во внимание, что последние были продуктом скрещивания со свежей линией,— обстоятельство, которое само по себе должно было увеличить их силу. * После высадки этих иллегитимных растений на открытый воздух в очень хорошую почву, они стали в следующие годы еще более карликовыми

* Относительно деталей этого опыта см. мое сочинение «Действие перекрестного опыления и самоопыления», 1876, стр. 220 [см. настоящее издание, том VI, глава VI].

и давали очень мало цветоносных побегов, и хотя они должны были бы опыляться легитимно с помощью насекомых, число коробочек, принесенных ими, относилось к числу коробочек, развившихся на окружающих легитимных растениях, как 5 к 100! Отсюда несомненно, что иллегитимное оплодотворение, продолжающееся в ряду последовательных поколений, отзывается в высшей степени неблагоприятно на силе роста и плодовитости *P. veris*, особенно [в том случае], если растения находятся в обычных жизненных условиях, а не были защищены [от вредных воздействий] в оранжерее.

Равностолбчатая красная разновидность P. veris. — М-р Скотт описал * растение такого типа, росшее в Ботаническом саду в Эдинбурге. Он утверждает, что оно было в высшей степени самоплодовито, хотя насекомые были исключены, и объясняет этот факт прежде всего тем, что пыльники и рыльца находятся в тесном соседстве и что тычинки по длине, положению и размеру их зерен пыльцы сходны с тычинками короткостолбчатой формы, между тем как пестик похож на пестик длинностолбчатой формы как по длине, так и по строению рыльца. Таким образом, самоопыление этой разновидности, фактически, является легитимным союзом, и поэтому-то оно высоко плодовито. Далее м-р Скотт указывает, что эта разновидность дает очень мало семян при опылении длинно- или короткостолбчатыми обыкновенными баранчиками и, далее, что обе формы последней при опылении равностолбчатой разновидностью образуют также очень мало семян. Но число его опытов с баранчиками было невелико, а результаты моих [опытов] не подтверждают их сколько-нибудь однозначно.

Я вырастил двадцать растений из самоопыленных семян, присланных мне м-ром Скоттом, и все они образовали красные цветы, слегка варьировавшие по оттенку. Из них два были определенно длинностолбчатыми как по строению, так и по функции, так как их способность к размножению была испытана путем скрещивания с обеими формами баранчиков. Шесть растений было равностолбчатых, но на одном и том же растении длина пестика значительно варьировала в различные годы. Это же имело место, согласно м-ру Скотту, и у родительского растения. Наконец, двенадцать растений были по виду короткостолбчатыми, но они значительно сильнее варьировали по длине своих пестиков, чем обыкновенные короткостолбчатые баранчики, и сильно отличались от последних по способности к размножению. Их пестики сделались короткостолбчатыми по строению, оставшись длинностолбчатыми по функции. Короткостолбчатые баранчики без доступа насекомых крайне бесплодны; в одном случае, например, шесть прекрасных растений дали всего лишь около 50 семян (т. е. меньше, чем производят две хорошие коробочки), а в другом случае — ни одной коробочки. Когда вышеупомянутые двенадцать по внешнему виду короткостолбчатых сеянцев были опылены таким же образом, почти все они дали большое изобилие коробочек, содержавших многочисленные семена, которые прорастали замечательно хорошо. Кроме того, три из этих растений, имевшие в течение первого года совсем короткие пестики, на следующий год развили пестики необычайной длины. Следовательно, большинство этих короткостолбчатых растений не отличалось по функции от равностолбчатой разновидности. Пыльники у шести равностолбчатых и у двенадцати по внешнему виду короткостолбчатых растений были расположены в верхней части венчика, как у настоящих короткостолбчатых баранчиков, а крупные зерна пыльцы по своим размерам походили на зерна пыльцы последних, но к ним было примешано немного сморщенных зерен пыльцы. Функционально эта пыльца была идентична с пыльцой короткостолбчатых баранчиков, потому что десять длинностолбчатых цветов обыкновенных баранчиков, легитимно опыленных пыльцой настоящей равностолбчатой разновидности, дали шесть коробочек, содер-

* «Proc. Linn. Soc.», vol. VIII (1864), p. 105.

жавших в среднем по 34,4 семени,— между тем как семь коробочек на короткостолбчатых баранчиках, иллегитимно опыленных пыльцой равностолбчатой разновидности, содержали в среднем всего лишь по 14,5 семени.

Так как равностолбчатые растения отличаются друг от друга своей способностью к размножению и так как это является очень важным обстоятельством, то я приведу несколько подробностей относительно пяти из них. Во-первых, равностолбчатое растение, защищенное от насекомых (как это делалось и во всех следующих случаях, за одним исключением, которое будет оговорено), спонтанно дало массу коробочек, пять из которых содержали в среднем по 44,8 семени, с максимумом в 57 в одной из коробочек. Однако шесть коробочек,—продукт опыления пыльцой короткостолбчатых баранчиков (а это легитимный союз),— дали в среднем по 28,5 семени, с максимумом в 49, т. е. значительно более низкое среднее, чем можно было бы ожидать. Во-вторых, девять коробочек с другого равностолбчатого растения, которое не было защищено от насекомых, но, вероятно, самоопылилось, содержали в среднем по 45,2 семени, с максимумом в 58. В-третьих, еще другое растение, имевшее в 1865 г. очень короткий пестик, образовало спонтанно много коробочек, шесть из которых содержали в среднем по 33,9 семени, с максимумом в 38. В 1866 г. то же самое растение имело пестик поразительной длины: он выдавался над тычинками и рыльце его походило на рыльце длинностолбчатой формы. В этом состоянии оно образовало спонтанно большое количество хороших коробочек, шесть из которых содержали почти точно такое же среднее количество семян, как в предыдущем случае, именно 34,3, с максимумом в 38. Четыре цветка на этом растении, легитимно опыленные пыльцой короткостолбчатых баранчиков, дали коробочки с средним количеством семян 30,2. В-четвертых, еще одно короткостолбчатое растение образовало спонтанно в 1865 г. массу коробочек; десять из них содержало в среднем по 35,6 семени, с максимумом в 54. В 1866 г. это же растение превратилось во всех отношениях в длинностолбчатое, и десять коробочек дали почти точно такое же среднее, как в предыдущем случае, а именно 35,1 семени, с максимумом в 47. Восемь цветов этого растения, легитимно опыленных пыльцой короткостолбчатых баранчиков, дали шесть коробочек с высоким средним — 53 семени и высоким максимумом — 67. Восемь цветов были опылены также пыльцой длинностолбчатых баранчиков (это было иллегитимным союзом) и дали семь коробочек, содержавших всреднем по 24,4 семени, с максимумом в 32. Пятое, и последнее, растение оставалось в одном и том же состоянии в течение обоих лет: оно имело пестик более длинный, чем настоящая короткостолбчатая форма, с рыльцем гладким, как это и должно быть у этой формы, но ненормальной формы, похожей на сильно вытянутый перевернутый конус. Оно образовало спонтанно много коробочек, пять из которых в 1865 г. дали в среднем только по 15,6 семени, а в 1866 г. десять коробочек все еще дали среднее, только немногим более высокое, а именно 22,1, с максимумом в 30. Шестнадцать цветов были опылены пыльцой длинностолбчатых баранчиков и дали 12 коробочек с средним 24,9 семени и максимумом в 42. Восемь цветов были опылены пыльцой короткостолбчатых баранчиков, но дали только две коробочки, содержавшие 18 и 23 семени. Таким образом, это растение по функции, а отчасти и по строению, являлось почти в точности промежуточным между длинностолбчатой и короткостолбчатой формами, но с уклоном в сторону короткостолбчатой, и этим объясняется низкое среднее число семян, которое оно давало при спонтанном самоопылении.

Предыдущие пять растений сильно, таким образом, отличаются друг от друга по характеру своей плодовитости. Большая разница в длине пестиков у двух особей в течение двух последовательных лет не вызвала различия в числе произведенных семян. Так как у всех пяти растений мужские органы короткостолбчатой формы находились в прекрасном состоянии, а женские органы длинностолбчатой формы — в более или менее нормальном состоянии, то они спонтанно производили поразительные количества коробочек, которые обычно содержали большое среднее [коли-

чество] замечательно хороших семян. У *легитимно опыленных* баранчиков, на растениях, культивировавшихся в оранжерее, я однажды получил для семи коробочек высокое среднее в 58,7 семени, с максимумом в 87 семян в одной из коробочек, но у растений, росших на открытом воздухе, я никогда не получал среднего более высокого, чем 41 семян. Два равностолбчатых растения, росших на открытом воздухе и спонтанно *самоопылившихся*, дали средние в 44 и 45 семян; эта высокая плодовитость, быть может, отчасти объясняется тем, что рыльце получало пыльцу от окружающих пыльников точно в самый подходящий момент. Два из этих растений, опыленных пыльцой короткостолбчатых баранчиков (а это действительно легитимный союз), дали более низкое среднее, чем при самоопылении. С другой стороны, другое растение при подобном же опылении баранчиками дало необычайно высокое среднее в 53 семени, с максимумом в 67. Наконец, как мы только что видели одно из этих растений было по состоянию его женских органов почти точно промежуточным между длинно- и короткостолбчатой формами и поэтому дало при самоопылении низкое среднее количество семян. Просуммировав все опыты, проделанные мною с равностолбчатыми растениями, [получим, что] 41 спонтанно самоопыленная коробочка (насекомые были исключены) дала в среднем 34 семени, т. е. точно такое же число их, какое дало в Эдинбурге родительское растение. Тридцать четыре цветка, опыленных пыльцой короткостолбчатых баранчиков (а это аналогичный союз), дали 17 коробочек, содержавших в среднем по 33,8 семени. Еще более удивительным обстоятельством, которое я не могу объяснить, является то, что 20 цветов, искусственно опыленных в одном случае пыльцой того же растения, дали только десять коробочек, содержавших низкое среднее в 26,7 семени.

Что касается наследственности, то можно добавить, что от одного из красноцветных, строго равностолбчатых, самоопылявшихся растений, происходивших от характеризующегося такими же признаками эдинбургского растения, было выращено 72 сеянца. Эти 72 растения были, таким образом, внуками эдинбургского растения, и все они дали, как и в первом поколении, красные цветы, за исключением одного растения, которое вернулось по окраске к обыкновенным баранчикам. Что касается их строения, то девять растений были настоящими длинностолбчатыми и имели тычинки, расположенные в глубине венчика в соответствующем месте; остальные 63 растения были равностолбчатыми, хотя рыльце почти у дюжины из них было расположено немного ниже пыльников. Мы видим, таким образом, что аномальная комбинация в одном и том же цветке мужских и женских половых органов, которые обычно существуют у двух обособленных форм, передается по наследству с значительной силой. От длинно- и короткостолбчатых обыкновенных баранчиков, опыленных пыльцой равностолбчатой разновидности, было выращено также тридцать шесть сеянцев. Из этих растений только одно было равностолбчатым, 20 было короткостолбчатых, но, пожалуй, со слишком длинным пестиком у трех из них, остальные 15 были длинностолбчатыми. В этом случае мы имеем иллюстрацию разницы между простой наследственностью и преобладанием передачи, так как равностолбчатая разновидность при самоопылении передает свои признаки, как мы только что видели, с большой силой, а при скрещивании с баранчиками не может противостоять большей силе передачи последних.[83]

Pulmonaria

Об этом роде я могу сказать не много. Я получил семена *P. officinalis* из одного сада, где росла одна только длиностолбчатая форма, и вырастил 11 сеянцев, которые были все длинностолбчатыми. Эти растения были определены для меня д-ром Гукером. Они отличались, как уже было указано, от растений того вида, с которыми экспериментировал в Германии Гильдебранд;* он нашел, что длинностолбчатая

* «Bot. Zeitung», 1865, S. 13.

форма абсолютно стерильна при опылении собственной пыльцой, между тем как мои длинностолбчатые сеянцы и их родительские растения дали при самоопылении порядочный урожай семян. Растения длинностолбчатой формы *Pulmonaria angustifolia* были, подобно растениям Гильдебранда, абсолютно стерильны при опылении своей собственной пыльцой, так что мне никогда не удавалось получить ни одного семени. С другой стороны, короткостолбчатые растения этого вида, в отличие от таковых *P. officinalis*, были плодовиты [при опылении] их собственной пыльцой в совершенно изумительной для гетеростильного растения степени. Из тщательно самоопыленных семян я вырастил 18 растений, из которых 13 оказались короткостолбчатыми и 5 длинностолбчатыми.

Polygonum fagopyrum [84]

Из [семян] цветов длинностолбчатых растений, опыленных иллегитимно пыльцой того же самого растения, было выращено 49 сеянцев, которые состояли из 45 длинностолбчатых и 4 короткостолбчатых. Из [семян] цветов короткостолбчатых растений, иллегитимно опыленных пыльцой того же самого растения, было выращено 33 сеянца, которые состояли из 20 короткостолбчатых и 13 длинностолбчатых. Таким образом, оказалось справедливым обычное правило, что у иллегитимно опыленных длинностолбчатых растений значительно сильнее выражена наклонность к воспроизведению собственной формы, чем у короткостолбчатых. Иллегитимные растения, происходившие от обеих форм, цвели позже, чем легитимные, и по высоте относились к ним, как 69 к 100. Но так как эти иллегитимные растения происходили от родителей, опыленных своей собственной пыльцой, в то время как легитимные растения происходили от родителей, опыленных пыльцой других особей, то невозможно установить, какую долю разницы в их высоте и во времени цветения следует отнести за счет иллегитимного происхождения одной группы и какую за счет того, что другая группа является продуктом перекрестного опыления между двумя различными растениями.

Заключительные замечания об иллегитимном потомстве гетеростильных триморфных и диморфных растений

Замечательно, насколько близко и в скольких пунктах сходны иллегитимные союзы между двумя или тремя формами одного и того же гетеростильного вида, вместе с их иллегитимным потомством, с гибридными союзами между различными видами, вместе с их гибридным потомством. В обоих случаях мы встречаемся со всеми степенями стерильности, от едва заметно ослабленной плодовитости до абсолютного бесплодия, когда не образуется ни единой семенной коробочки. В обоих случаях легкость осуществления первого союза в значительной степени зависит от условий, в которые поставлены растения. * Как у гибридов, так и у иллегитимных растений врожденная степень стерильности сильно варьирует у экземпляров, выращенных от одного и того же материнского растения. В обоих случаях мужские органы поражаются сильнее женских, и мы часто находим контабесцентные пыльники, содержащие сморщенные и совершенно неспособные [к оплодотворению] пыльцевые зерна. Наиболее стерильные гибриды, как хорошо показал Макс Вихура, ** бывают иногда карликового роста и настолько слабого

* Это было отмечено многими экспериментаторами при осуществлении скрещиваний между различными видами, а что касается иллегитимных союзов, то я дал в первой главе яркую иллюстрацию этому в случае с *Primula veris*.

** «Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich», 1865.

сложения, что они легко преждевременно гибнут; совершенно параллельные [этому] случаи мы видели у иллегитимных сеянцев Lythrum и Primula. Многие гибриды, как и некоторые иллегитимные растения, отличаются обильным и продолжительным цветением. Если гибрид скрещивается с одной из чистых родительских форм, то он явно значительно более плодовит, чем при скрещивании *inter se* или с другим гибридом; точно так же, когда иллегитимное растение опыляется легитимным растением, оно более плодовито, чем при опылении *inter se* или другим иллегитимным растением. Когда при скрещивании двух видов образуется много семян, то мы, как правило, ожидаем, что их гибридное потомство окажется умеренно плодовитым, но если родительские виды образуют крайне мало семян, то мы ожидаем, что гибриды будут очень стерильны. Но, как показал Гертнер, существуют замечательные исключения из этих правил. То же имеет место и у иллегитимных союзов и иллегитимного потомства. Так, среднестолбчатая форма *Lythrum salicaria* дала при иллегитимном опылении пыльцой самых длинных тычинок короткостолбчатой формы необычайное количество семян, и ее иллегитимное потомство совершенно или почти совершенно не было стерильным. С другой стороны, иллегитимное потомство длинностолбчатой формы, опыленной пыльцой самых коротких тычинок той же самой формы, дало мало семян, и иллегитимное потомство, полученное таким образом, было очень стерильным; однако оно было более стерильным, чем этого можно было ожидать, судя по трудности осуществления союза родительских половых элементов. В вопросе о скрещивании видов нет ни одного пункта, более замечательного, чем их неравная реципрокность. Так, вид A может чрезвычайно легко оплодотворять B, но B не оплодотворяет A даже и после сотен опытов. Мы имеем точно такой же случай и среди иллегитимных союзов: среднестолбчатая *Lythrum salicaria* легко опыляется пыльцой самых длинных тычинок короткостолбчатой формы и дает много семян, но последняя форма не дает ни одного семени при опылении самыми длинными тычинками среднестолбчатой формы.

Другим важным моментом является препотенция. Гертнер показал, что если один вид опылен пыльцой другого вида, а затем уже опыляется своей собственной пыльцой или пыльцой того же самого вида, то последняя настолько преобладает над чужой пыльцой, что влияние этой последней, хотя она попала на рыльце несколько раньше, совершенно уничтожается. Точно то же происходит с двумя формами гетеростильного вида. Так, много длинностолбчатых цветов *Primula veris* было иллегитимно опылено пыльцой другого растения той же формы, а через двадцать четыре часа — легитимно пыльцой короткостолбчатой темнокрасной polyanthus, которая является разновидностью *P. veris*, и в результате оказалось, что каждый из выращенных таким образом тридцати сеянцев нес цветы более или менее красные, ясно показывая этим, насколько сильно легитимная пыльца короткостолбчатого растения преобладала над иллегитимной пыльцой длинностолбчатого растения.

Во всех перечисленных многочисленных пунктах наблюдается поразительно тесный параллелизм между действиями иллегитимного и гибридного опыления. Едва ли будет преувеличением утверждать, что сеянцы иллегитимно опыленного гетеростильного растения являются гибридами, образовавшимися в пределах одного и того же вида. Это заключение важно, так как мы учимся на нем тому, что трудность полового союза между двумя органическими формами и стерильность их

потомства не представляет надежного критерия так называемой видовой обособленности. Если бы кто-либо стал скрещивать две разновидности одной и той же формы Lythrum или Primula с целью убедиться в том, являются ли они обособленными видами, и нашел бы, что они могут быть скрещены лишь с известными трудностями, что их потомство крайне стерильно и что родители и их потомство походят в ряде отношений на скрещенные виды и на их гибридное потомство, и стал бы на основании этого утверждать, что его разновидности оказались хорошими, настоящими видами, то он глубоко ошибся бы. Затем, так как формы одного и того же триморфного или диморфного гетеростильного вида ясно идентичны как по общей структуре, за исключением органов воспроизведения, так и по общему складу (ибо они живут в почти совершенно одинаковых условиях), то стерильность их иллегитимных союзов и их иллегитимного потомства должна зависеть исключительно от природы их половых элементов и их неспособности к соединению обычным способом. А так как мы только что видели, что разные виды при скрещивании сходны в целом ряде отношений с формами одного и того же вида, иллегитимно соединенными, то мы приходим к заключению, что стерильность первых подобным же образом должна зависеть исключительно от несовместимой природы их половых элементов, а не от каких-либо общих различий в конституции или строении. Мы, правда, приходим к тому же самому выводу вследствие невозможности открыть достаточно различий для объяснения того, почему некоторые виды скрещиваются очень легко, в то время как другие, близко родственные им виды не могут быть скрещены совсем или скрещиваются лишь с величайшим трудом. С еще большей настоятельностью нас приводит к этому выводу рассмотрение больших различий, которые часто существуют в легкости реципрокного опыления каких-либо двух видов, потому что совершенно очевидно, что в этом случае результат должен зависеть от природы половых элементов,— мужской элемент одного вида свободно действует на женский элемент другого, но в обратном направлении это не имеет места. Теперь же мы видим, что этот же вывод независимо и прямо подтверждается при рассмотрении иллегитимных союзов триморфных и диморфных гетеростильных растений. В таком сложном и темном предмете, как гибридизация, не малым выигрышем [является возможность] притти к определенному выводу, а именно, что мы должны видеть причину стерильности как видов при первом скрещивании, так и их гибридного потомства исключительно в функциональных различиях половых элементов. Это соображение заставило меня произвести многие наблюдения, описанные в этой главе, и оно же, по моему мнению, делает их достойными опубликования.

ГЛАВА VI

ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ О ГЕТЕРОСТИЛЬНЫХ РАСТЕНИЯХ

Существенный признак гетеростильных растений.— Краткий обзор различий в плодовитости легитимно и иллегитимно опыленных растений.— Диаметр зерен пыльцы, размер пыльников и строение рылец у различных форм.— Родственные отношения родов, заключающих гетеростильные виды.— Природа преимуществ, проистекающих из гетеростилии.— Способы, при помощи которых растения становятся гетеростильными.— [Наследственная] передача формы.— Равностолбчатые разновидности гетеростильных растений.— Заключительные замечания.

В предыдущих главах были описаны более или менее полно все известные мне гетеростильные растения. Было указано, особенно профессором Аза Греем и Куном, много других случаев, * в которых особи одного и того же вида отличаются [друг от друга] по длине своих тычинок и пестиков; но так как я часто бывал введен в заблуждение этим признаком, взятым в одиночку, то мне кажется более благоразумным не причислять какой-либо вид к гетеростильным до тех пор, пока у нас нет доказательств существования более важных различий между формами, таких, как диаметр зерен пыльцы или строение рыльца. Особи многих обыкновенных гермафродитных растений обычно опыляют одна другую, потому что их мужские и женские органы созревают разновременно или вследствие строения частей, или вследствие самостерильности и т. д., и то же имеет место у многих гермафродитных животных, например, у наземных улиток или у дождевых червей; но во всех этих случаях любая особь может полностью оплодотворить или быть оплодотворенной любой другой особью того же вида. Не так [обстоит дело] у гетеростильных растений; длинностолбчатое, среднестолбчатое или короткостолбчатое растения могут полностью оплодотворить или быть оплодотворенными не любой другой особью, но только принадлежащей к другой форме. Таким образом, существенным признаком растений, принадлежащих к классу гетеростильных, является то, что [все] особи делятся на две или на три группы, подобно мужским и женским особям двудомных растений или высших животных, которые существуют приблизительно в равных количествах экземпляров и приспособлены к реципрокному оплодотворению. Поэтому существование двух или трех групп особей, отличающихся друг от друга вышеуказанными важными признаками, представляет само по себе хорошее доказательство того, что вид гетеростилен. Но безусловно убедительное доказательство может быть получено лишь опытным путем и установлением необходи-

* Asa Gray, «American Journ. of Science», 1865, p. 101, и в других местах, которые уже были цитированы. Kuhn, «Bot. Zeitung», 1867, S. 67.

мости переноса пыльцы с одной формы на другую для обеспечения полной плодовитости.

Чтобы показать, насколько плодовитее каждая форма при легитимном опылении пыльцой другой формы (или в случае триморфного вида — соответствующей пыльцой одной из двух других форм), чем при иллегитимном опылении пыльцой собственной формы, я хочу добавить таблицу (33), дающую краткий обзор результатов всех случаев, сюда относящихся. Плодовитость союзов может быть оценена по двум стандартам, а именно по количеству цветов, которые при опылении двумя методами дали коробочки, и по среднему числу семян в коробочке. Черта в левом столбце против названия вида показывает, что количество цветов, давших коробочки, не было записано.

Таблица 33

Сравнение плодовитости легитимных союзов, взятых вместе, с плодовитостью иллегитимных союзов, взятых вместе. Плодовитость легитимных союзов при оценке обоими стандартами принята за 100

Название вида	Иллегитимные союзы	
	Процент цветов, давших коробочки	Среднее число семян в коробочке
Primula veris	69	65
P. elatior	27	75
P. vulgaris	60	54
P. Sinensis	84	63
P. Sinensis (второй опыт)	0	53
P. Sinensis (Гильдебранд)	100	42
P. auricula (Скотт)	80	15
P. Sikkimensis »	95	31
P. cortusoides	74	66
P. involucrata	72	48
P. farinosa »	71	44
Среднее для девяти видов Primula	88.4	69
Hottonia palustris (Г. Мюллер)		61
Linum grandiflorum (разница, вероятно, больше)		69
L. perenne		20
L. perenne (Гильдебранд)	0	0
Pulmonaria officinalis (немецкая линия, Гильдебранд)	0	0
Pulmonaria angustifolia	35	32
Mitchella repens	20	47
Borreria, бразильский вид	—	0
Polygonum fagopyrum	—	46
Lythrum salicaria	33	46
Oxalis Valdiviana (Гильдебранд)	2	34
O. Regnelli	0	0
O. speciosa	15	49

Две или три формы одного и того же гетеростильного вида не отличаются друг от друга по общему габитусу и листве, что иногда, хотя и редко, случается с двумя полами двудомных растений. Не отличаются и чашечки, но венчик иногда слегка отличается по форме, вследствие различного расположения пыльников. У Borreria волоски внутри трубки венчика различно расположены у длинностолбчатой и короткостолбчатой форм. У Pulmonaria имеется слабое различие в размерах венчиков, у Pontederia — в их окраске. Различия в органах размножения значительно больше и важнее. У одной формы все тычинки могут быть

одной длины, а у другой они образуют по своей длине постепенный ряд или более длинные чередуются с более короткими. Тычиночные нити могут различаться по окраске и толщине, а иногда они почти втрое длиннее у одной формы, чем у другой. Они прирастают также к венчику на очень различную часть своей длины. Пыльники у двух форм иногда очень значительно отличаются по размерам. Вследствие вращения тычиночных нитей пыльники при созревании лопаются у одной формы Faramea по направлению к периферии цветка, а у другой — по направлению к центру. Зерна пыльцы иногда заметно различаются по окраске и часто в необычайной степени по диаметру. Они отличаются также в некоторой степени по форме и, повидимому, по содержанию, так как они неодинаково прозрачны. У короткостолбчатой формы Faramea зерна пыльцы покрыты острыми шипиками, благодаря чему легко цепляются друг за друга или за [тело] насекомого, между тем как более мелкие зерна длинностолбчатой формы совершенно гладки.

Что касается пестика, то столбик может быть почти втрое длиннее у одной формы, чем у другой. У Oxalis он иногда отличается у трех форм по волосистости. У Linum пестики либо расходятся и выходят наружу между тычиночными нитями, либо торчат почти вертикально и [притом] параллельно им. Рыльца у двух форм часто отличаются друг от друга довольно сильно по величине и по форме, и особенно по длине и толщине своих сосочков, так что поверхность может быть шероховатой или совершенно гладкой. Вследствие вращения столбиков у одной формы *Linum perenne* покрытая сосочками поверхность рыльца обращена наружу, а у другой — внутрь. В одновозрастных цветах *Primula veris* семяпочки больше у длинностолбчатой формы, чем у короткостолбчатой. Семена, производимые двумя или тремя формами, часто различаются по количеству их, а иногда по величине и весу; так, пять семян длинностолбчатой формы *Lythrum salicaria* равны по весу шести семенам среднестолбчатой и семи семенам короткостолбчатой формы. Наконец, короткостолбчатые растения *Pulmonaria officinalis* несут большее число цветов и последние завязывают пропорционально большее число плодов, которые, однако, содержат более низкое среднее число семян, чем длинностолбчатые растения. Мы видим, таким образом, сколькими и какими важными признаками часто отличаются друг от друга у гетеростильных растений формы несомненно одного и того же вида,— признаками, которые у обыкновенных растений были бы вполне достаточны для различения видов одного рода.

Так как зерна пыльцы обыкновенных видов, принадлежащих к одному роду, обычно очень схожи друг с другом во всех отношениях, то стоит показать на следующей таблице (34) разницу в диаметрах между зернами двух или трех форм одного и того же гетеростильного вида в сорока пяти случаях, для которых это было установлено. Но необходимо иметь в виду, что точность некоторых из нижеследующих измерений лишь приблизительна, потому что измерено было только небольшое количество зерен пыльцы. Во многих случаях также зерна пыльцы были сначала высушены, а затем размочены в воде. В случае, если они были продолговатой формы, измерялась более длинная ось их. Зерна короткостолбчатых растений неизменно больше, чем зерна длинностолбчатых, если только между ними есть какая-либо разница. Диаметр первых принят в таблице за 100.

Таблица 34

Относительный диаметр зерен пыльцы форм одного и того же гетеростильного вида; диаметры короткостолбчатой формы приняты за 100

Диморфные виды

	Длинностолбчатая форма		Длинностолбчатая форма
Primula veris	67	Cordia (sp. ?)	100
vulgaris	71	Gilia pulchella	100
» Sinensis (Гильдебранд)	57	» micrantha	81
» auricula	71	Sethia acuminata	83
Hottonia palustris (Г. Мюллер)	61	Erythroxylum (sp. ?)	93
» » (мои)	64	Cratoxylon formosum	86
Linum grandiflorum	100	Mitchella repens — зерна пыльцы длинностолбчатой формы лишь немного меньше.	
» perenne (диаметры изменчивы)	100 (?)	Borreria (sp. ?)	92
» flavum	100	Faramea (sp. ?)	67
Pulmonaria officinalis	78	Suteria (sp. ?) (Фриц Мюллер)	75
» angustifolia	91	Houstonia coerulea	72
Polygonum fagopyrum	82	Oldenlandia (sp. ?)	78
Leucosmia Burnettiana	99	Hedyotis (sp. ?)	88
Aegiphila elata	62	Coccocypselum (sp. ?) (Фриц Мюллер)	100
Menyanthes trifoliata	84	Lipostoma (sp ?)	80
Limnanthemum Indicum	100	Cinchona micrantha	91
Villarsia (sp. ?)	75		
Forsythia suspensa	94		

Триморфные виды

Процент, выражающий крайние различия в диаметрах зерен пыльцы из двух групп пыльников во всех трех формах		Процентное отношение между диаметром зерен пыльцы в двух группах пыльников в одной и той же форме	
Lythrum salicaria	60	Oxalis rosea, длинностолбчатая форма (Гильдебранд)	83
Nesaea verticillata	65	» compressa, короткостолбчатая форма	83
Oxalis Valdiviana (Гильдебранд)	71	Pontederia (sp. ?), короткостолбчатая форма	87
» Regnelli	78	» другой вид, среднестолбчатая форма	86
» speciosa	69		
» sensitiva	84		
Pontederia (sp. ?)	55		

Мы видим отсюда, что за семью или восемью исключениями из сорока трех случаев * зерна пыльцы одной формы больше, чем зерна другой у того же самого вида. Наибольшее различие 100 к 55; мы должны иметь в виду, что если шары по своим диаметрам отличаются друг от друга в такой степени, то их объемы будут относиться как шесть к одному. У всех видов без исключения, зерна которых отличаются по диаметру, зерна пыльцы из пыльников короткостолбчатой формы, трубочки которых должны пронизывать более длинный пестик длинностолбчатой формы, крупнее зерен другой формы. Эти любопытные отношения привели Дельпино ** (как раньше и меня самого) к предположению, что больший размер зерен короткостолбчатых цветов связан с большим запасом вещества, требующегося для развития их более длинных трубочек. Но случай с Linum, у которого зерна двух форм одинаковой величины, между тем как пестик у одной из них почти вдвое длиннее, чем у другой формы, зародил во мне с самого начала сильное сомнение относительно [правильности] этого предположения. Мои сом-

* [Опечатка в англ. оригинале. Должно быть: «сорока пяти случаев».—*Ред.*].
** «Sull'Opera, la Distribuzione dei Sessi nelle Piante», etc., 1867, p. 17.

нения с тех пор усилились благодаря случаям с Limnanthemum и Coccocypselum, у которых зерна пыльцы одинаковой величины у обеих форм; между тем, в первом роде пестик одной формы почти втрое, а во втором — почти вдвое длиннее, чем у другой формы. У тех видов, у которых зерна пыльцы неодинаковой величины, у двух форм нет тесной зависимости между степенями неравенства зерен пыльцы и их пестиков. Так, у *Pulmonaria officinalis* и Erythroxylum пестик длинностолбчатой формы почти вдвое длиннее, чем у другой формы, между тем у первого вида диаметры зерен пыльцы относятся как 100 к 78, а у второго как 100 к 93. У двух форм Suteria пестики мало отличаются по длине, между тем диаметры зерен пыльцы относятся как 100 к 75. Эти факты как будто доказывают, что разница в размерах между зернами двух форм не определяется длиной пестика, вниз по которому должны прорастать трубочки. Очевидно, что у растений вообще нет тесной зависимости между величиной зерен пыльцы и длиной пестика; я нашел, например, что разбухшие зерна пыльцы *Datura arborea* имеют в диаметре 0,00243 дюйма, а длина пестика ее не менее 9,25 дюймов; пестик небольших цветов *Polygonum fagopyrum* очень короток, однако более крупные зерна короткостолбчатых растений имеют точно такой же диаметр, как и зерна Datura, с ее необыкновенно удлиненным пестиком.

Несмотря на эти многочисленные соображения, трудно совершенно отказаться от мысли, что зерна пыльцы более длинных тычинок гетеростильных растений стали больше, чтобы обеспечить развитие более длинных трубочек, а вышеприведенные противоречащие этому факты, быть может, могут быть примирены следующим образом. Трубочки развиваются сначала за счет вещества, содержащегося в зернах, так как они часто вытягиваются до значительной длины, прежде чем зерно коснется рыльца, но ботаники думают, что затем они извлекают пищу из проводящей ткани пестика. Едва ли можно сомневаться, что это должно происходить в таких случаях, как Datura, у которой трубочки должны прорасти всю длину пестика и, таким образом, вырасти до длины, равной 3 806 диаметрам зерна пыльцы (равного 0,00243 дюйма), из которого они вышли. Я должен здесь отметить, что видел, как зерна пыльцы одной ивы, погруженные в слабый раствор меда, выгоняли свои трубочки в течение двенадцати часов до длины, в тринадцать раз превосходившей диаметр зерен. Если мы предположим теперь, что трубочки некоторых гетеростильных видов развиваются полностью или почти полностью за счет вещества, содержащегося в зернах пыльцы, а у других видов за счет вещества, доставляемого пестиком, то увидим, что в первом случае необходимо, чтобы зерна двух форм отличались по величине, в зависимости от длины пестика, которую трубочки должны пронизать, а в последнем случае зернам нет необходимости различаться таким образом. Можно ли считать это объяснение удовлетворительным, в настоящее время остается сомнительным.

Существует еще одно замечательное различие между формами многих гетеростильных видов, а именно—пыльники короткостолбчатых цветов, содержащие более крупные зерна пыльцы, длиннее, чем пыльники длинностолбчатых цветов. Так, у *Hottonia palustris* они находятся в отношении 100 к 83. У *Limnanthemum Indicum* отношение равно 100 к 70. У родственного Menyanthes пыльники короткостолбчатой формы немного, а у Villarsia заметно больше пыльников длинностолбчатой формы. У *Pulmonaria angustifolia* размеры их очень вари-

ируют, но на основании семи измерений для каждого типа отношение между ними оказалось равным 100 к 91. В шести родах Rubiaceae имеется подобная же разница, то слабо, то хорошо выраженная. Наконец, у триморфной Pontederia отношение равно 100 к 88; пыльники самых длинных тычинок короткостолбчатой формы сравнивались с пыльниками самых коротких тычинок длинностолбчатой формы. С другой стороны, подобная же хорошо выраженная разница в длине тычинок имеется у двух форм *Forsythia suspensa* и *Linum flavum*, но в этих двух случаях пыльники короткостолбчатых цветов короче пыльников длинностолбчатых. Относительные размеры пыльников двух форм других гетеростильных растений не привлекали специального внимания, но я уверен, что они большей частью одинаковы, как это определенно имеет место у обыкновенного первоцвета и у баранчиков.

У всех гетеростильных растений пестики двух форм различаются по длине, и хотя подобное же различие тычинок тоже носит всеобщий характер, однако у двух форм *Linum grandiflorum* и Cordia тычинки равны между собой. Едва ли может быть сомнение в том, что относительная длина этих органов является приспособлением к надежному переносу пыльцы насекомыми с одной формы на другую. Исключительные случаи, в которых эти органы расположены у двух форм не точно на одном уровне, могут быть, вероятно, объяснены способом посещения этих цветов [насекомыми]. У большинства видов, если имеется какая-либо разница в размерах рылец у двух форм, [то обычно] рыльце длинностолбчатой, какой бы формы оно ни было, больше рыльца короткостолбчатой. Но здесь опять-таки имеются некоторые исключения из правила; так, у короткостолбчатой формы *Leucosmia Burnettiana* рыльца длиннее и уже, чем у длинностолбчатой; отношение между длиной рылец двух форм равно 100 к 60. В трех родах [семейства] Rubiaceae — Faramea, Houstonia и Oldenlandia — рыльца короткостолбчатой формы также несколько длиннее и уже, а у трех форм *Oxalis sensitiva* различия их ярко выражены,— если длину двух рылец длинностолбчатого пестика принять за 100, то длина их у средне- и короткостолбчатой форм выразится числами 141 и 164. Так как во всех этих случаях рыльца короткостолбчатых пестиков расположены в глубине более или менее трубчатого венчика, то, вероятно, будучи длинными и узкими, они лучше приспособлены к счистке пыльцы с вводимого внутрь цветка хоботка насекомого.

У многих гетеростильных растений рыльца двух форм отличаются по степени шероховатости, и когда это имеет место, то сосочки на рыльце длинностолбчатой формы длиннее и часто толще, чем сосочки на рыльце короткостолбчатой,— это правило не имеет исключений. Сосочки на длинностолбчатом рыльце *Hottonia palustris*, например, более чем вдвое длиннее сосочков другой формы. То же имеет место и в случае *Houstonia coerulea*, у которой рыльца значительно короче и толще у длинностолбчатой формы, чем у короткостолбчатой, так как длина сосочков первой относится к длине сосочков у последней как 100 к 58. Длина пестика длинностолбчатой формы *Linum grandiflorum* сильно варьирует, и сосочки на рыльце варьируют соответствующим образом. На основании этого факта я заключил сначала, что во всех случаях разница в длине между сосочками рыльца у двух форм является просто результатом коррелятивного роста; но едва ли это объяснение верно или имеет общий характер, так как более короткие рыльца длинностолбчатой формы Houstonia имеют более длинные

сосочки. Более вероятно, что сосочки, которые делают рыльце длинностолбчатой формы различных видов шероховатым, служа для более совершенного прикрепления крупных зерен пыльцы, принесенных насекомыми с короткостолбчатой формы, и для обеспечения таким образом легитимного опыления. Этот взгляд подкрепляется тем фактом, что зерна пыльцы двух форм у восьми видов на таблице 34 едва отличаются по диаметрам, и сосочки их рылец также не отличаются по длине.

Виды, относительно которых в настоящее время положительно или почти положительно известно, что они гетеростильны, относятся, как показывает следующая таблица, к 38 родам, широко распространенным по свету. Эти роды принадлежат к четырнадцати семействам, большинство которых сильно отличается друг от друга, так как они относятся к девяти из нескольких больших серий, на которые разбиты явнобрачные растения Бентамом и Гукером.

Таблица 35

Список родов, заключающих гетеростильные виды

Двудольные		*Двудольные*	
Cratoxylon	Hypericineae	Mitchella	Rubiaceae
Erythroxylum	Erythroxyleae	Diodia	»
Sethia	»	Borreria	»
Linum	Geraniaceae	Spermacoce	»
Oxalis [85]		Primula	Primulaceae
Lythrum	Lythraceae	Hottonia	»
Nesaea	»	Androsace	»
Cinchona	Rubiaceae	Forsythia	Oleaceae
Bouvardia	»	Menyanthes	Gentianaceae
Manettia	»	Limnanthemum	»
Hedyotis		Villarsia	»
Oldenlandia	»	Gilia	Polemoniaceae
Houstonia	»	Cordia	Cordieae
Coccocypselum	»	Pulmonaria	Boragineae
Lipostoma	»	Aegiphila	Verbenaceae
Knoxia	»	Polygonum	Polygoneae
Faramea	»	Thymelea	Thymeleae
Psychotria	»	*Однодольные*	
Rudgea	»		
Suteria		Pontederia	Pontederiaceae

В некоторых из этих семейств гетеростильное состояние, вероятно, приобретено в весьма отдаленном периоде. Так, три близко родственных рода Menyanthes, Limnanthemum и Villarsia населяют соответственно Европу, Индию и Южную Америку. Гетеростильные виды Hedyotis найдены в умеренных областях Северной и в тропических областях Южной Америки. Триморфные виды Oxalis произрастают по обоим склонам Кордильер в Южной Америке и на мысе Доброй Надежды. В этих и некоторых других случаях невероятно, чтобы каждый вид приобрел свое гетеростильное строение независимо от своих ближайших родственников. Если же это так, то три тесно связанных рода Menyantheae и несколько триморфных видов Oxalis должны были наследовать свое триморфное строение от общего прародителя. Но во всех таких случаях необходим был огромный промежуток времени для того, чтобы измененные потомки одного общего прародителя распространились из одного центра по столь удаленным или даже отделенным

друг от друга областям. Семейство Rubiaceae заключает в себе немногим меньше гетеростильных родов, чем все другие тринадцать семейств вместе взятых, и, без сомнения, в будущем будут найдены еще другие роды Rubiaceae, которые окажутся гетеростильными, хотя значительное большинство их и является гомостильным. Некоторые близко родственные роды в этом семействе, вероятно, обязаны своим гетеростильным строением общему происхождению; но так как отличающиеся этим роды распределены по меньшей мере между восемью трибами, на которые Бентам и Гукер подразделяют это семейство, то является почти несомненным, что некоторые из них должны были стать гетеростильными независимо друг от друга. Я затрудняюсь сказать, что именно в конституции или строении членов этого семейства способствовало превращению их в гетеростильные. Некоторые крупные семейства, вроде Boragineae и Verbenaceae, содержат, насколько до сих пор известно, только по одному гетеростильному роду. Polygonum также является единственным гетеростильным родом в своем семействе; и хотя этот род очень велик, ни один из относящихся к нему видов, за исключением *P. fagopyrum*, не отличается этой особенностью. Мы можем предположить, что этот вид сделался гетеростильным в сравнительно недавнее время, поскольку его гетеростильность функционально выражена, повидимому, менее резко, чем у видов какого-либо другого рода, так как обе его формы способны давать значительное количество спонтанно самооплодотворенных семян. Polygonum, обладая только одним гетеростильным видом, является исключительным случаем;[86] во всяком другом крупном роде, в который входят несколько таких видов, имеются также и гомостильные виды. Lythrum содержит триморфные, диморфные и гомостильные виды.

Гетеростильными стали деревья, кустарники и травянистые растения как крупные, так и мелкие, развивающие одиночные цветы и с цветами, [собранными] в плотные колосья и головки. Гетеростильными стали как альпийские растения, так и растения низин, засушливых мест, болот и вод. *

Я впервые начал экспериментировать с гетеростильными растениями, предполагая, что у них имеется тенденция стать двудомными; однако вскоре я был вынужден отказаться от этого взгляда, так как длинностолбчатые растения Primula, обладая более длинным пестиком, бо́льшим рыльцем, более короткими тычинками с более

* Из 38 родов, о которых известно, что они заключают гетеростильные виды, около восьми, т. е. 21%, являются более или менее водными по своему образу жизни. Сначала я был поражен этим фактом, потому что я тогда еще не знал, какое значительное количество обычных растений населяет такие места. Можно сказать, что гетеростильные растения, в известном смысле, относятся к раздельнополым, так как их формы должны взаимно опылять друг друга. Поэтому кажется заслуживающим труда установить, какая часть родов из линнеевских классов Monoecia, Dioecia и Polygamia содержит виды, которые живут «в воде, в болотах, на торфяных и на влажных местах». В «Britisch Flora» сэра У. Д. Гукера (4-е изд., 1838) эти три линнеевских класса охватывают 40 родов, из которых 17 (т. е. 43%) содержат виды, заселяющие только что указанные места. Таким образом, 43% тех британских растений, которые являются раздельнополыми, по своему образу жизни являются более или менее водными, тогда как из гетеростильных растений только 21% ведут такой образ жизни. Я могу добавить, что гермафродитные классы, от Monandria до Gynandria включительно, содержат 447 родов, из которых 113 являются водными в вышеприведенном смысле, т. е. только 25%. Таким образом, насколько можно судить по таким несовершенным данным, существует некоторая связь между раздельностью полов у растений и водной природой местообитания; однако это не распространяется на гетеростильные виды.

мелкими пыльцевыми зернами, казались из двух форм более женскими, [между тем как] они давали меньше семян, чем короткостолбчатые растения, которые являлись в только что указанных отношениях более мужскими из двух форм. Кроме того, триморфные растения явно относятся к той же самой категории, что и диморфные растения, а их нельзя рассматривать как имеющих тенденцию становиться двудомными. Однако у *Lythrum salicaria* мы имеем любопытный и единственный случай среднестолбчатой формы, которая является более женской, или менее мужской, по своей природе, чем две другие формы. Об этом свидетельствуют большое количество семян, которые она приносит, каким бы способом ни происходило опыление, и ее пыльца (зерна которой имеют меньшую величину, чем зерна соответствующих тычинок двух других форм), производящая при перенесении ее на рыльце любой формы меньше семян, чем [должно быть их] нормальное число. Если мы предположим, что процесс вырождения мужских органов у среднестолбчатой формы продолжается, конечным результатом будет образование женского растения, и *Lythrum salicaria* будет тогда состоять из двух гетеростильных гермафродитных форм и одной женской. Неизвестно, существует ли действительно такой случай, но он возможен, так как гермафродитная и женская формы у одного и того же вида во всяком случае нередки. Хотя нет основания быть уверенным, что гетеростильные растения, как правило, становятся двудомными, все же они проявляют исключительную склонность, как это позднее будет видно, к такому превращению, и, повидимому, это иногда и происходило.

Мы можем быть уверены, что растения стали гетеростильными, чтобы обеспечить перекрестное опыление, так как мы знаем теперь, что скрещивание между разными особями одного и того же вида в высшей степени важно для силы и плодовитости потомства. Тот же самый результат достигается дихогамией, или созреванием репродуктивных элементов в одном и том же цветке в различное время, [далее] двудомностью, самостерильностью, пересиливанием [препотенцией] пыльцы с другого индивида собственной пыльцы растения и, наконец, таким устройством цветка, которое соответствует посещающим его насекомым. Удивительное разнообразие способов достижения одной и той же цели в данном случае, как и во многих других, зависит от природы всех предшествующих изменений, через которые прошел вид, и от более или менее полного наследования последовательных приспособлений каждой части к окружающим условиям. Растения, строение цветов которых уже хорошо приспособлено к перекрестному опылению с помощью насекомых, часто обладают неправильным венчиком, устроенным в соответствии с этими посещениями, и для таких растений было бы мало полезным или совершенно бесполезным делаться гетеростильными. Мы можем, таким образом, понять, почему нет ни одного гетеростильного вида в таких больших семействах, как Leguminosae, Labiatae, Scrophulariaceae, Orchideae и т. д., которые все имеют неправильные цветы. Каждое известное гетеростильное растение, однако, зависит в своем опылении от насекомых, а не от ветра; ввиду этого несколько поражает тот факт, что только один род Pontederia имеет явно неправильный венчик.[87]

Почему некоторые виды приспособлены к перекрестному опылению, между тем как другие в пределах того же самого рода не приспособлены к нему, или если и были когда-нибудь приспособлены, то с тех пор потеряли это свойство и вследствие этого обычно стали теперь самоопыляемыми, я пытался объяснить в другом месте в некоторых ограничен-

ных пределах. * Если спросить далее, почему некоторые виды приспособились для этой цели, сделавшись гетеростильными, а не каким-либо другим из вышеупомянутых способов, то ответ, вероятно, был бы обнаружен в том способе, при помощи которого возникает гетеростилия,— вопрос, который сейчас будет рассмотрен. Гетеростильные виды, однако, имеют известное преимущество над дихогамными видами, так как все цветы на одном и том же гетеростильном растении принадлежат к одной и той же форме, поэтому при легитимном опылении насекомыми скрещивание между собой двух различных особей является обеспеченным. С другой стороны, у дихогамных растений ранние или поздние цветы на одной и той же особи могут между собой скрещиваться; но скрещивание такого рода едва ли дает или даже совсем не приносит им пользы. Всякий раз, когда для какого-нибудь вида выгодно производить большое число семян,— а это, очевидно, является весьма обычным случаем,— гетеростильное растение будет иметь преимущество перед двудомными растениями, так как все индивиды первого и только половина вторых, а именно — женские, приносят семена. С другой стороны, поскольку это касается перекрестного опыления, гетеростильные растения, повидимому, не имеют преимущества над теми, которые стерильны при опылении своей собственной пыльцой. Они даже находятся в несколько невыгодном положении, так как если два самостерильных растения растут близко одно возле другого и далеко удалены от всех других растений того же самого вида, они взаимно вполне опыляют друг друга, тогда как у гетеростильных диморфных растений этого не происходит, если только они случайно не принадлежат к противоположным формам.

Можно еще добавить, что триморфные виды имеют одно небольшое преимущество перед диморфными, так как если случится, что только две особи какого-либо диморфного вида будут расти одна возле другой в изолированном месте, одинаково вероятно, что обе будут принадлежать к одной и той же форме, и в таком случае они не произведут полного числа сильных и плодовитых сеянцев; все они, кроме того, будут иметь тенденцию принадлежать строго к той же самой форме, что и их родители. С другой стороны, если двум растениям одного и того же триморфного вида случится расти в изолированном месте, вдвое больше шансов, что они не будут принадлежать к одной и той же форме, и в этом случае они легитимно опылят друг друга и произведут полный комплект сильных потомков.

Способы, с помощью которых растения могли сделаться гетеростильными

Эта проблема является очень темной, и я могу лишь слабо осветить ее, тем не менее она заслуживает обсуждения. Уже было указано, что гетеростильные растения встречаются в четырнадцати естественных семействах, которые рассеяны по всему растительному царству, и даже в семействе Rubiaceae гетеростильные растения распределены в восьми трибах. Мы можем, поэтому, заключить, что это строение было приобретено различными растениями независимо от унаследования его от общего прародителя и что оно может быть приобретено без каких-либо больших трудностей, т. е. без какой-либо очень необычайной комбинации обстоятельств.

* «Действие перекрестного опыления и самоопыления», 1876, стр. 441 [см. наст. издание, том VI, глава XII].

Возможно, что первым шагом к превращению вида в гетеростильный является большая изменчивость в длине пестика и тычинок или одного пестика. Подобные изменения не очень редки: у *Amsinckia spectabilis* и *Nolana prostrata* [88] эти органы так сильно различаются по длине у различных особей, что до тех пор, пока я не стал с ними экспериментировать, я считал оба вида гетеростильными. У *Gesneria pendulina* [89] рыльце иногда высовывается очень сильно, а иногда сидит ниже пыльников; то же и у *Oxalis acetosella* и у различных других растений. Я заметил также необыкновенно большую разницу в длине пестика у культурных разновидностей *Primula veris* и *vulgaris*.

Так как большинство растений хотя бы иногда опыляется перекрестно с помощью насекомых, то мы можем допустить, что то же произошло и с нашим гипотетическим вариирующим растением, но что для него было бы благотворным более регулярное перекрестное опыление. Мы должны помнить, каким важным преимуществом является для многих растений возможность, хотя и различным образом и в различной степени, подвергнуться перекрестному опылению. Легко могло случиться, что наш гипотетический вид не изменился ни по своей функции соответственным образом, чтобы сделаться либо дихогамным, либо совершенно самостерильным, ни по своему строению, чтобы обеспечить перекрестное опыление. Если же он таким образом изменился, то он никогда не сделается гетеростильным, так как последнее было бы тогда излишним. Но прародители наших различных ныне существующих гетеростильных растений могли быть и, вероятно, были (судя по современной конституции последних) до некоторой степени самостерильными, и это должно было сделать еще более желательным регулярное перекрестное опыление.

Возьмем теперь сильно изменчивый вид, у некоторых особей которого большинство или все пыльники выдаются, а у других сидят низко в венчике, и положение рылец также варипрует подобным же образом. У насекомых, посещавших такие цветы, различные части тела покрывались пыльцой, и по чистой случайности они могли оставлять эту пыльцу на рыльце следующего цветка, который они посетили. Если бы все пыльники могли быть расположены на одном и том же уровне во всех растениях, обильная пыльца пристала бы к одной и той же части тела насекомых, часто посещающих цветы, и затем была бы отложена без потери на рыльце, если бы и оно подобным же образом находилось на одном и том же неизменном уровне во всех цветах. Но поскольку длина тычинок и пестиков, по нашему предположению, уже сильно варьировала и продолжает варьировать, легко может случиться, что она не останется у всех особей одинаковой, а скорее всего путем естественного отбора образуются две группы, у отдельных индивидов которых эти органы будут различной длины. Мы знаем из бесчисленного числа примеров, в которых оба пола и молодые растения одного и того же вида сильно различаются, что без всяких затруднений легко могут образоваться две или больше групп индивидов, каждая из которых наследует различные признаки. В нашем частном случае закон компенсации или равновесия (который принят многими ботаниками) будет стремиться влиять в сторону уменьшения пестика у тех особей, у которых тычинки значительно развиты, и в сторону увеличения его длины у тех особей, у которых тычинки развиты слабо.

Если теперь у значительного числа особей нашего изменчивого вида более длинные тычинки почти выравнялись между собой по длине при

наличии более или менее редуцированного пестика, а у другой группы [особей того же вида] более короткие тычинки подобным же образом выравнялись между собой при более или менее увеличенном в длину пестике, то было бы обеспечено перекрестное опыление с ничтожной потерей пыльцы; и это изменение было бы настолько выгодным для данного вида, что не трудно допустить его возникновение путем естественного отбора. Наше растение сильно приблизилось бы теперь по своему строению к гетеростильному диморфному виду или к триморфному виду, если тычинки в одном и том же цветке оказались двух размеров в соответствии с размерами пестиков в двух других формах. Но мы даже не коснулись еще главной трудности в понимании того, каким путем могли возникнуть гетеростильные виды. Вполне самостерильное, т. е. дихогамное, растение может опылять [любую другую особь] или быть опыленной любой другой особью того же самого вида, тогда как существенным признаком гетеростильного растения является то, что особь одной формы не может вполне опылить или быть опыленной особью той же самой формы, а только особью, принадлежащей к другой форме.

Г. Мюллер высказал предположение, * что обыкновенные, или гомостильные, растения могут сделаться гетеростильными просто под влиянием прочно установившихся отношений. Он предполагает, что во всех случаях, когда пыльца одной группы пыльников начинает попадать регулярно на определенной длины рыльце изменчивого вида, возможность опыления [его] каким-либо другим способом в конце концов почти или совершенно утрачивается. К этому взгляду его привело [сделанное им] наблюдение, что Diptera часто переносят пыльцу с длинностолбчатых цветов Hottonia на рыльце той же самой формы и что это иллегитимное соединение оказалось далеко не таким бесплодным, как соответствующее соединение у других гетеростильных видов. Но этот вывод решительно противоречит некоторым другим фактам, например *Linum grandiflorum*, у которого длинностолбчатая форма совершенно бесплодна при опылении пыльцой своей собственной формы, хотя по положению пыльников эта пыльца неизменно попадает на рыльце. Очевидно, что у гетеростильных диморфных растений два женских и два мужских органа различаются по [своей функциональной] силе, потому что если бы один и тот же сорт пыльцы был помещен на рыльца двух форм или, с другой стороны, если бы оба сорта пыльцы были помещены на рыльце одной и той же формы, результаты в каждом случае были бы совершенно различные. Нам неясно также, как могла возникнуть эта дифференциация двух женских и двух мужских органов только в силу того, что каждый сорт пыльцы регулярно наносился на одно из двух рылец.

На первый взгляд кажется вероятной другая точка зрения, а именно, что неспособность опыляться определенным способом была специально приобретена гетеростильными растениями. Мы можем предположить, что наш изменчивый вид был отчасти стерилен (как это часто бывает) при опылении пыльцой своих собственных тычинок, [независимо от того] были ли они длинными или короткими, и что эта стерильность перешла ко всем особям с пестиками и тычинками одной и той же длины, так что они стали неспособными к свободному перекрестному опылению, но что эта стерильность была исключена в том

* «Die Befruchtung der Blumen», S. 352.

случае, когда особи различались по длине своих пестиков и тычинок. Невероятно, однако, чтобы такая своеобразная форма взаимного бесплодия могла быть специально приобретена, если только она не была в высшей степени благоприятной для вида; и хотя для какого-нибудь индивидуального растения и могло оказаться выгодным быть стерильным по отношению к своей собственной пыльце, благодаря чему оказалось обеспеченным перекрестное опыление, каким образом может оказаться выгодным для растения стать стерильным с половиною своих собратьев, т. е. со всеми индивидами, принадлежащими к одной и той же форме? Сверх того, если стерильность союзов между растениями одной и той же формы является специальным приобретением, то мы можем ожидать, что длинностолбчатая форма, опыленная длинностолбчатой, будет в такой же степени стерильной, как и короткостолбчатая, опыленная короткостолбчатой; но это едва ли когда-либо имеет место. Напротив, в этом отношении наблюдается иногда значительное различие, как, например, между двумя иллегитимными союзами у *Pulmonaria angustifolia* и у *Hottonia palustris*.

Более правдоподобная точка зрения заключается в том, что мужские и женские органы в двух группах особей каким-то способом специально приспособились к взаимному воздействию и что стерильность [союзов] между особями той же самой группы или формы является результатом побочным и бесцельным. Значение термина «побочный» может быть иллюстрировано большей или меньшей трудностью взаимной прививки или окулировки двух растений, принадлежащих к различным видам; ибо ввиду того, что эта способность является совершенно безразличной для благополучия каждого из видов, она не могла быть специально приобретена и должна быть побочным результатом различий в их вегетативных системах. Но каким образом половые элементы гетеростильных растений стали иными по сравнению с тем, какими они были до тех пор, пока вид оставался гомостильным, и как они образовали две взаимно приспособленные группы индивидов,— вопросы, остающиеся весьма темными. Мы знаем, что у обеих форм наших современных гетеростильных растений пестики всегда, а тычинки обычно различаются по длине; то же относится к строению рыльца, к размерам пыльников и к диаметру пыльцевых зерен. Поэтому на первый взгляд кажется вероятным, что органы, которые различаются в таких существенных отношениях, могут воздействовать один на другой лишь таким способом, к которому они специально приспособились. Правдоподобность такого взгляда подтверждается любопытным правилом, по которому чем больше разница между длиною пестиков и тычинок у триморфных видов Lythrum и Oxalis, [половые] элементы которых соединились для размножения, тем сильнее бесплодие такого союза. Это же самое правило приложимо к двум иллегитимным союзам некоторых диморфных видов, именно *Primula vulgaris* и *Pulmonaria angustifolia*; но оно совершенно неприменимо в других случаях, например, у *Hottonia palustris* и *Linum grandiflorum*. Мы, однако, лучше осознаем трудность объяснения характера и происхождения взаимного приспособления между органами размножения двух форм гетеростильных растений, если рассмотрим случай *Linum grandiflorum*: насколько мы знаем, две формы этого растения различаются только по длине своих пестиков; у длинностолбчатой формы тычинки равны по длине пестику, но их пыльца оказывает на него не большее действие, чем неорганическая пыль; в то же время эта пыльца полностью опыляет короткий пестик другой формы. Едва

ли вероятно, что различие в длине пестика может обусловить огромную разницу в его способности подвергаться опылению. Мы тем меньше можем этому поверить, что у многих растений, как например у *Amsinckia spectabilis*, пестик сильно варьирует по своей длине, не влияя на плодовитость скрещиваемых особей. Я наблюдал также, что одни и те же растения *Primula veris* и *vulgaris* чрезвычайно различались по длине своих пестиков в течение ряда последовательных лет; несмотря на это, они приносили за эти годы в среднем точно такое же число семян, как если бы им было предоставлено самопроизвольно опыляться под сеткой.

Мы должны поэтому иметь в виду появление у особей варьирующего вида внутренних или скрытых конституциональных различий такого характера, что мужской элемент одной группы может действовать эффективно только на женский элемент другой группы. Не приходится сомневаться в возможности изменений в конституции репродуктивной системы растения, потому что мы знаем, что некоторые виды варьируют таким образом, что становятся либо вполне самостерильными, либо вполне способными к самоопылению, [причем эти изменения происходят] либо, повидимому, самопроизвольно, либо под влиянием несколько измененных жизненных условий. Гертнер также показал,* что отдельные растения, принадлежащие к одному и тому же виду, варьируют по своей половой силе таким образом, что одно какое-либо растение соединяется с определенным видом гораздо легче, чем с другим. Но совершенно неизвестно, какова природа внутренних конституциональных различий между группами или формами одного и того же изменчивого вида или между отдельными видами. Вероятно поэтому, что виды, ставшие гетеростильными, изменялись сначала таким образом, что образовались две или три группы особей, различающихся по длине своих пестиков и тычинок и по другим взаимно приспособленным свойствам, и что почти одновременно их способность к размножению модифицировалась таким образом, что половые элементы одной группы приспособились к воздействию на половые элементы другой группы; и, следовательно, эти элементы в пределах той же самой группы или формы случайно стали плохо приспособленными к взаимному воздействию, как это имеет место в случае различных видов. Я показал в другом месте, ** что стерильность видов при первом скрещивании и стерильность гибридных потомков должна также рассматриваться лишь как побочный результат, происходящий вследствие специального взаимного приспособления половых элементов одного и того же вида. Таким путем мы можем понять удивительный параллелизм, который, как доказано, существует между результатами иллегитимного соединения гетеростильных растений и скрещиванием разных видов. Большая разница в степени стерильности у различных гетеростильных видов при иллегитимном опылении и у двух форм одного и того же вида, опыленных таким же образом, хорошо согласуется

* Gärtner, «Bastarderzeugung im Pflanzenreich», 1849, S. 165.

** «Происхождение видов», 6 изд., стр. 247 [см. наст. изд., том III, стр. 497]; «Изменения животных и растений под влиянием одомашнения», 2 изд., том II, стр. 169 [см. наст. изд., том IV, гл. XIX]; «Действие перекрестного опыления и самоопыления», стр. 463 [см. наст. изд., том VI, гл. XII]. Здесь следует отметить, что, судя по удивительно сильному воздействию внезапно изменившихся условий жизни на систему размножения большинства организмов, вполне вероятно, что точное приспособление мужских элементов к женским у двух форм одного и того же гетеростильного вида или у всех особей одного и того же обычного вида может быть выработано только при долго длящихся, почти неизменных условиях жизни.

с точкой зрения, по которой этот результат является побочным, происходящим вследствие изменений, постепенно возникающих в их репродуктивных системах и имеющих целью наиболее совершенное воздействие друг на друга половых элементов разных форм.

Передача [по наследству] двух форм у гетеростильных растений.— Передача двух форм у гетеростильных растений, много примеров которой мы привели в предыдущей главе, может быть в будущем прольет некоторый свет на способ их образования. Гильдебранд заметил, что сеянцы длинностолбчатой формы *Primula Sinensis*, опыленной пыльцой той же формы, были большей частью длинностолбчатыми; после того и я наблюдал много аналогичных случаев. Все известные случаи приведены в двух нижеследующих таблицах.

Таблица 36

Характер потомства иллегитимно опыленных диморфных растений

—		Число длинностолбчатых потомков	Число короткостолбчатых потомков
Primula veris	Длинностолбчатая форма при опылении пыльцой той же формы в течение пяти последовательных поколений произвела	156	6
.	Короткостолбчатая форма, опыленная пыльцой той же формы, произвела	5	9
Primula vulgaris . .	Длинностолбчатая форма при опылении пыльцой той же формы в течение двух последовательных поколений произвела	69	0
Primula auricula . .	Короткостолбчатая форма, опыленная пыльцой той же формы, как указывают, производит в течение последовательных поколений потомство приблизительно в следующей пропорции	25	75
Primula Sinensis . .	Длинностолбчатая форма при опылении пыльцой той же формы в течение двух последовательных поколений произвела	52	0
. . . .	Длинностолбчатая форма, опыленная пыльцой той же формы (Гильдебранд), произвела	14	3
.	Короткостолбчатая форма, опыленная пыльцой той же формы, произвела	1	24
Pulmonaria officinalis	Длинностолбчатая форма, опыленная пыльцой той же формы, произвела	11	0
Polygonum fagopyrum	Длинностолбчатая форма, опыленная пыльцой той же формы, произвела	45	4
.	Короткостолбчатая форма, опыленная пыльцой той же формы, произвела	13	29

Таблица 37

Характер потомства иллегитимно опыленных триморфных растений

—		Число длинностолбчатых потомков	Число среднестолбчатых потомков	Число короткостолбчатых потомков
Lythrum salicaria	Длинностолбчатая форма, опыленная пыльцой той же формы, произвела	56	0	0
»	Короткостолбчатая форма, опыленная пыльцой той же самой формы, произвела	1	0	8
	Короткостолбчатая форма, опыленная пыльцой среднедлинных тычинок длинностолбчатой формы, произвела	4	0	8
	Среднестолбчатая форма, опыленная пыльцой той же формы, произвела	1	3	0
	Среднестолбчатая форма, опыленная пыльцой самых коротких тычинок длинностолбчатой формы, произвела	17	8	0
	Среднестолбчатая форма, опыленная пыльцой самых длинных тычинок короткостолбчатой формы, произвела	14	8	18
Oxalis rosea	Длинностолбчатая форма, опылявшаяся в течение нескольких поколений пыльцой той же формы, произвела потомство в следующей пропорции	100	0	0
» hedysaroides	Среднестолбчатая форма, опыленная пыльцой той же формы, произвела	0	17	0

Мы видим из этих двух таблиц, что потомство формы, иллегитимно опыленной пыльцой другого растения той же формы, принадлежит, за небольшими исключениями, к той же самой форме, что и его родители. Например, из 162 сеянцев длинностолбчатых растений *Primula veris*, опылявшихся таким способом в течение пяти поколений, 156 оказались длинностолбчатыми и только 6 короткостолбчатыми. Из 69 сеянцев *P. vulgaris*, полученных аналогичным способом, все оказались длинностолбчатыми. То же было и с 56 сеянцами длинностолбчатой формы триморфной *Lythrum salicaria* и с многочисленными сеянцами длинностолбчатой формы *Oxalis rosea*. Потомство короткостолбчатых форм диморфных растений и среднестолбчатых и короткостолбчатых

форм триморфных растений, опыленных пыльцой их собственной формы, точно так же имеет тенденцию принадлежать к той же форме, что и их родители, но не столь заметным образом, как в случае длинностолбчатой формы. На таблице 37 приведено три случая, в которых одна форма Lythrum была иллегитимно опылена пыльцой [растения] другой формы, и в двух из этих случаев все потомство принадлежало к тем же двум формам, что и их родители, тогда как в третьем случае оно принадлежало ко всем трем формам.

Приведенные до сих пор случаи относятся к иллегитимным союзам, но Гильдебранд, Фриц Мюллер и я обнаружили, что очень большая часть или даже все потомство при легитимном союзе между какими-либо двумя формами триморфного вида Oxalis принадлежало к тем же двум формам. Подобное же правило хорошо применимо как к союзам вполне плодовитым, так и к обладающим иллегитимным характером и более или менее стерильным. Случаи, когда некоторые сеянцы гетеростильного растения принадлежат к форме, отличающейся от их родителей, Гильдебранд считает реверсией. Например, длинностолбчатая форма родительского растения *Primula veris*, от которой произошли в течение пяти поколений 162 иллегитимных сеянца на таблице 36, сама, несомненно, произошла от союза длинностолбчатого и короткостолбчатого родителей, и 6 короткостолбчатых сеянцев могут рассматриваться как возврат к их короткостолбчатому прародителю. Но удивительным является в этом и других подобных случаях тот факт, что число потомков, обнаруживших реверсию, не было бо̀льшим. Факт этот становится еще более странным в частном случае *P. veris*, где ни разу не наблюдалось реверсии до тех пор, пока не были выращены четыре или пять поколений длинностолбчатых растений. Из обеих таблиц видно, что длинностолбчатая форма передает свою форму гораздо более верно, чем короткостолбчатая, при опылении той и другой пыльцой своей собственной формы; почему это происходит, трудно догадаться, если только исходная родительская форма большинства гетеростильных видов не обладала пестиком, значительно превосходившим по длине ее собственные тычинки. * Я хочу только прибавить, что в природном состоянии какое-либо единичное растение триморфного вида, без сомнения, произведет все три формы, и это можно объяснить либо тем, что некоторые из ее цветов опыляются отдельно каждой из двух других форм, как предполагает Гильдебранд, либо тем, что пыльца двух других форм переносится насекомыми на рыльце одного и того же цветка.

Равностолбчатые разновидности. — Наклонность диморфных видов Primula производить равностолбчатые разновидности заслуживает внимания. Случаи такого рода наблюдались, как показано в предыдущей главе, не менее чем у шести видов, а именно: у *P. veris, vulgaris, Sinensis, auricula, farinosa* и *elatior*. У *P. veris* тычинки по длине, положению и величине своих пыльцевых зерен схожи с тычинками короткостолбчатой формы, тогда как пестик сильно похож на пестик

* Можно предположить, что так происходило дело у Primula, судя по длине пестика у различных родственных родов (см. Mr. J. Scott, «Journal Linn.Soc. Bot.», vol. VIII, 1864, p. 85). Г-н Брейтенбах обнаружил много дикорастущих экземпляров *Primula elatior*, у которых часть цветов на одном и том же растении была длинностолбчатой, а другие цветы короткостолбчатыми и равностолбчатыми, причем длинностолбчатая форма по числу цветов значительно превосходила остальные: она дала 61 цветок при 9 короткостолбчатых и 15 равностолбчатых.

длинностолбчатой формы, но так как он значительно варьирует по своей длине, то, повидимому, пестик, принадлежащий короткостолбчатой форме, удлиняется и в то же самое время принимает функции длинностолбчатого пестика. Вследствие этого цветы становятся способными к спонтанному самоопылению легитимного характера и приносят полный комплект семян, или даже большее количество их, чем производят обычные цветы, легитимно опыленные. С другой стороны, у *P. Sinensis* тычинки во всех отношениях похожи на более короткие тычинки, принадлежащие длинностолбчатой форме, между тем как пестик сильно приближается к пестику короткостолбчатой формы; но так как длина его варьирует, то кажется, что длинностолбчатый пестик уменьшился в длину и изменился по своей функции. Цветы в этом, как и в предыдущем, случае способны к спонтанному легитимному опылению и несколько более плодовиты, чем обычные цветы, легитимно опыленные. У *P. auricula* и *farinosa* тычинки по длине похожи на тычинки короткостолбчатой формы, но по величине своих пыльцевых зерен они похожи на тычинки длинностолбчатой формы; пестик также похож на пестик длинностолбчатой формы, так что, хотя тычинки и пестик имеют почти одинаковую длину и, следовательно, пыльца самопроизвольно попадает на рыльце, цветы все-таки не опыляются легитимно и дают лишь очень умеренное количество семян. Таким образом, мы видим, во-первых, что равностолбчатые разновидности произошли различными путями, а во-вторых, что комбинация двух форм в одном и том же цветке различается по степени своего совершенства. У *P. elatior* только некоторые цветы на одном и том же растении, а не все цветы, как у других видов, сделались равностолбчатыми.

М-р Скотт предположил, что равностолбчатые разновидности возникают путем реверсии к первичному гомостильному состоянию рода. В пользу этого взгляда говорит та удивительная правильность, с какой передается, раз появившись, равностолбчатая вариация. Я показал в главе XIII моих «Изменений животных и растений под влиянием одомашнения», что любая причина, вызывающая расстройство конституции, стремится вызвать реверсию и что сделались равностолбчатыми по преимуществу культурные виды Primula. Иллегитимное опыление, являющееся ненормальным процессом, также представляет собой одну из таких побудительных причин; у длинностолбчатых растений *P. Sinensis* иллегитимного происхождения я как раз и наблюдал первое появление и последующие стадии этого изменения. У некоторых других растений *P. Sinensis* такого же происхождения цветы, повидимому, вернулись к их первоначальному дикому состоянию. Некоторые гибриды между *P. veris* и *vulgaris* были неукоснительно равностолбчатыми, а другие сильно приближались к этой структуре. Все эти факты подтверждают ту точку зрения, что это изменение происходит, по крайней мере отчасти, вследствие реверсии к первоначальному состоянию рода, предшествовавшему появлению гетеростилии у вида. С другой стороны, некоторые соображения приводят, как уже раньше было отмечено, к тому заключению, что исходная родительская форма Primula имела пестик, превосходивший по длине тычинки. Плодовитость равностолбчатых разновидностей несколько модифицировалась, будучи иногда больше, иногда меньше, чем при легитимном союзе. Однако может быть принята и другая точка зрения относительно происхождения равностолбчатых разновидностей и их появление мож-

но сравнить с появлением гермафродитов среди животных, которые нормально являются раздельнополыми, потому что в уродливом гермафродите два пола соединены до некоторой степени так же, как две половые формы соединяются в одном и том же цветке равностолбчатой разновидности гетеростильного вида.

Заключительные замечания.— Существование растений, сделавшихся гетеростильными, представляет собою в высшей степени замечательное явление, так как две или три формы несомненно одного и того же вида различаются не только по существенным особенностям строения, но и по характеру своих воспроизводительных способностей. Что касается строения, то оба пола многих животных и некоторых растений различаются в чрезвычайно сильной степени, и в обоих царствах один и тот же вид может состоять из мужских, женских и гермафродитных особей. Некоторым гермафродитным усоногим ракам помогают в их размножении целые группы особей, названные мною добавочными самцами, которые поразительно отличаются от обыкновенной гермафродитной формы.[90] У муравьев мы встречаем самцов и самок, и две или три касты стерильных самок, или рабочих. У термитов, как показал Фриц Мюллер, существуют, кроме рабочих, как крылатые, так и бескрылые самцы и самки. Но ни в одном из этих случаев нет основания думать, что некоторые самцы или некоторые самки одного и того же вида отличаются по их половой силе, за исключением атрофированного состояния органов размножения у рабочих общественных насекомых. Многие гермафродитные животные должны соединяться для размножения, но необходимость такого соединения, очевидно, зависит исключительно от их строения. С другой стороны, у гетеростильных диморфных видов существуют две женские и две мужские группы, а у триморфных видов три женские и три мужские группы особей, которые существенно различаются по своей половой силе. Мы, может быть, лучше постигнем сложный и необычайный характер брачных приспособлений триморфного растения с помощью следующей иллюстрации. Предположим, что особи одного и того же вида муравьев всегда жили в тройном сообществе и что в одном из них имеется крупных размеров самка (отличающаяся также и другими признаками), шесть самцов средних размеров и шесть самцов малых размеров; во втором сообществе имеется средних размеров самка, шесть самцов крупных размеров и шесть самцов малых размеров, а в третьем — маленькая самка, шесть самцов крупных размеров и шесть самцов средних размеров. Каждая из этих трех самок, хотя и имеет возможность соединиться с любым самцом, будет почти стерильной с ее собственными двумя группами самцов, а равным образом и с двумя другими группами самцов такой же величины, как и ее собственные, но живущими в двух других сообществах; но она будет вполне плодовитой, если спарится с самцом такой же величины, как и она сама. Следовательно, тридцать шесть самцов, разбитых полудюжинами на три сообщества, разделятся на три группы по дюжине в каждой; и эти группы, так же, как и три самки, будут отличаться друг от друга по своей силе размножения таким же точно образом, как и отдельные виды одного и того же рода. Но еще более удивителен тот факт, что молодые муравьи, выращенные от одной из трех муравьиных самок, иллегитимно оплодотворенных самцом иной величины, будут походить в целом ряде отношений на гибридное потомство от скрещивания двух различных видов муравьев.

По своему сложению они будут карликами и более или менее или даже совершенно бесплодными. Натуралисты так привыкли к большим структурным различиям, связанным с наличием двух полов, что их не удивляет какой угодно размер этих различий; но разница в половой силе считалась истинным пробным камнем видового отличия. Мы видим теперь, что подобные половые различия — бо́льшая или ме́ньшая способность оплодотворять и быть оплодотворенным — могут характеризовать сосуществующие особи одного и того же вида совершенно так же, как они характеризуют и выделяют те группы особей, возникшие на протяжении ряда веков, которые мы классифицируем и описываем как различные виды.

ГЛАВА VII

ПОЛИГАМНЫЕ, ДВУДОМНЫЕ И ГИНОДИЭЦИЧНЫЕ РАСТЕНИЯ

Различные пути превращения гермафродитных растений в двудомные.— Гетеростильные растения, превратившиеся в двудомные.— Rubiaceae.— Verbenaceae.— Полигамные и частично-двудомные растения.— Evonymus.— Fragaria.—Две суб-формы каждого пола у Rhamnus и Epigaea.—Ilex.—Гинодиэцичные растения.— Thymus, различие в плодовитости гермафродитных и женских особей.— Satureia.— Способ, при помощи которого, вероятно, возникли две формы.— Scabiosa и другие гинодиэцичные растения.— Разница в величине венчика у [различных] форм полигамных, двудомных и гинодиэцичных растений.

Существуют некоторые группы растений, у которых все виды являются двудомными и не обнаруживают [в цветах] одного пола никаких рудиментов органов, свойственных другому полу. О происхождении таких растений ничего неизвестно. Возможно, что они могли произойти от древних, низко организованных форм, которые с самого начала были раздельнополыми, и, таким образом, никогда не существовали как гермафродиты. Существует, однако, много других групп видов и отдельных видов, которые во всех отношениях родственны с гермафродитами и обнаруживают в женских цветках ясные рудименты мужских органов, и обратно, в мужских цветках — рудименты женских органов, вследствие чего мы можем определенно считать, что они произошли от растений, у которых некогда оба пола были соединены в одном и то же цветке. Вопрос о том, каким образом и почему такие гермафродиты стали раздельнополыми, интересен, но не выяснен.

Если бы у некоторых особей какого-либо вида оказались абортированными только одни тычинки, то остались бы женские особи и гермафродиты, чему можно найти много примеров; а если бы впоследствии редуцировались женские органы гермафродитов, то в результате получилось бы двудомное растение. Обратно, если мы представим себе, что у ряда особей окажутся абортированными женские органы, то останутся мужские особи и гермафродиты; последние впоследствии могут превратиться в женские особи.

В других случаях, как, например, у обыкновенного ясеня, упомянутого во введении, у одних особей рудиментарны тычинки, у других — пестики, но некоторые особи остались гермафродитами. Здесь модификация двух групп органов, повидимому, произошла одновременно, поскольку мы можем судить об этом по одинаковой степени их недоразвития. Если бы гермафродиты были замещены раздельнополыми особями и при этом с одинаковым числом мужских и женских особей, то образовался бы двудомный вид в строгом смысле слова.

Весьма трудно понять, почему гермафродитные растения некогда сделались двудомными. Такое превращение не могло бы иметь места, если бы не происходило постоянного и регулярного перенесения пыльцы с одной особи на другую при помощи насекомых или ветра; в противном случае каждый шаг в направлении [образования] двудомности вел бы к бесплодию. Так как необходимо допустить, что перекрестное опыление установилось прежде, чем какой-либо гермафродит мог превратиться в двудомное растение, то можно притти к заключению, что это превращение произошло не для достижения тех больших преимуществ, которые являются следствием перекрестного опыления. Впрочем, можно видеть, что если какой-либо вид был поставлен в неблагоприятные условия вследствие сильной конкуренции с другими растениями или по какой-либо другой причине, продукция мужских и женских элементов и созревание зародышей у одной и той же особи могут вызвать слишком большое истощение ее сил, и в таком случае разделение полов может оказаться весьма благоприятным. Но это будет иметь место лишь в том случае, если уменьшившееся количество семян, производимых лишь одними женскими [особями], окажется достаточным для сохранения линии.

Возможен еще другой подход к исследованию проблемы, при котором отчасти устраняется одна трудность, кажущаяся на первый взгляд непреодолимой: именно, во время превращения гермафродита в двудомное растение мужские органы должны абортироваться у одних индивидов, а женские у других. Но поскольку все особи находятся в одинаковых условиях, следовало бы ожидать, что те из них, которые варьируют, будут склонны варьировать в одинаковом направлении. Как правило, лишь немного особей одного вида варьирует одновременно в одном и том же направлении, и нет ничего невероятного в предположении, что небольшое число особей может образовать семена, превышающие по своим размерам средний уровень и лучше снабженные питательными веществами. Если образование таких семян окажется для данного вида весьма выгодным, а в этом вряд ли может быть какое-либо сомнение,* то вариация с крупными семенами будет иметь тенденцию увеличиваться в числе. Но в соответствии с законом компенсации мы можем ожидать, что особи, приносящие такие семена, если они живут в суровых условиях, будут иметь тенденцию вырабатывать все меньше и меньше пыльцы, благодаря чему их пыльники будут уменьшаться в размерах и в конечном счете могут стать рудиментарными. Эта точка зрения возникла у меня благодаря данным сэра Дж. Э. Смита,** согласно которым существуют женские и гермафродитные растения *Serratula tinctoria,* причем первые имеют более крупные семена, чем гермафродитная форма. Следовало бы также обратить внимание на среднестолбчатую форму *Lythrum salicaria,* которая дает большее число семян, чем другие формы, и имеет несколько меньшие пыльцевые зерна, обладающие меньшей оплодотворяющей силой, чем пыльцевые зерна соответствующих пыльников двух других форм; но является ли большее количество семян косвенной причиной уменьшения [оплодотворяющей] силы пыльцы или наоборот, я не знаю. Как только пыльники у известного числа особей уменьшились по своим размерам только что предположенным способом

* Ср. факты, приведенные в [моей работе] «Действие перекрестного опыления и самоопыления», стр. 353 [см. наст. изд., том VI, гл. IX].

** «Trans. Linn. Soc.», vol. XIII, p. 600.

или же по какой-либо иной причине, другие особи должны будут производить большее количество пыльцы, и это усилившееся развитие [пыльников], благодаря закону компенсации, должно вызвать тенденцию к редукции женских органов и привести их в конце концов в рудиментарное состояние; тогда вид должен стать двудомным.

Мы можем предположить, что вместо первоначальных изменений в женских органах сначала начали варьировать мужские органы, причем некоторые особи стали производить большее количество пыльцы. Это могло оказаться при некоторых условиях благоприятным, например, при изменениях в строении насекомых, посещавших цветы, или если цветы стали более анемофильными, поскольку анемофильные растения нуждаются в огромном количестве пыльцы. Возросшая активность мужских органов повела бы, благодаря компенсации, к ослаблению женских органов в том же цветке, и в конечном результате данный вид будет состоять из мужских особей и гермафродитов. Но рассматривать этот случай и аналогичные ему нет надобности, поскольку, как это было указано во введении, сосуществование мужских и гермафродитных растений является чрезвычайно редким.

Нельзя привести существенного возражения против вышеизложенных взглядов, согласно которым подобного рода изменения происходили с чрезвычайной медленностью; мы приведем сейчас убедительный довод в пользу того, что различные гермафродитные растения стали или становятся двудомными, проходя целый ряд крайне слабо отличающихся друг от друга стадий. У полигамных видов, которые характеризуются наличием мужских, женских и гермафродитных особей, последние должны были быть вытеснены прежде, чем данный вид мог стать в строгом смысле двудомным; вымирание гермафродитной формы вряд ли могло встретить препятствия, так как полная раздельность полов часто представляется для этого в некоторых отношениях благоприятной. Мужские и женские особи должны были, кроме того, достигнуть численного равенства или воспроизводиться в таком соотношении, которое отвечало бы наиболее эффективному опылению женских особей.

Без сомнения, существует много неизвестных законов, которые регулируют подавление [редукцию] мужских или женских органов у гермафродитных растений, совершенно независимо от того, имеется ли у них тенденция становиться однодомными или же двудомными, или полигамными. Мы видим это у таких гермафродитов, которые, судя по оставшимся еще у них рудиментам, без сомнения, когда-то обладали бо́льшим количеством тычинок или пестиков, чем в настоящее время, — даже вдвое бо́льшим, поскольку нередко целое кольцо таковых оказывается подавленным [редуцированным]. Роберт Броун отмечает,* что «порядок редукции, или исчезновения, тычинок в каком-либо естественном семействе может быть с некоторой вероятностью предсказан» путем наблюдения у других представителей этого семейства, имеющих полное число тычинок, порядка растрескивания пыльников; ибо меньшая устойчивость какого-либо органа обычно связана с меньшим совершенством его, а о совершенстве он судит на основании приоритета в развитии.[91] Он указывает также, что если имеется налицо разделение полов у какого-либо гермафродитного растения, цветы которого со-

* «Trans. Linn. Soc.», vol. XII, p. 98, а также «Miscellaneous Works», vol. II, p. 278—281.

браны в простой колос, то женские цветы раскрываются первыми, и это он также приписывает тому обстоятельству, что женский пол является более совершенным из двух [полов], но почему именно женский пол должен так расцениваться, он не объясняет.

В условиях культуры или в измененных условиях жизни растения часто становятся стерильными, и при этом мужские органы атрофируются гораздо чаще, чем женские, хотя иногда атрофируются только одни последние. Стерильность тычинок обычно сопровождается уменьшением их размеров, и на основании широко распространенных аналогичных явлений мы можем быть уверены, что как мужские, так и женские органы на протяжении многих поколений станут рудиментарными, если они совершенно перестанут выполнять присущие им функции. Согласно Гертнеру,* если тычинки у какого-либо растения контабесцентны (а если это случается, то всегда в очень ранний период роста), женские органы развиваются иногда преждевременно. Я упоминаю об этом случае, так как он, повидимому, является случаем компенсации. Хорошо известен также тот факт, что растения, которые размножаются преимущественно побегами или другими аналогичными способами, часто являются совершенно бесплодными, и значительная доля их зерен пыльцы оказывается непригодной для выполнения своих функций.

Гильдебранд показал, что у гермафродитных растений, являющихся строго протерандричными, в цветах, раскрывающихся первыми, тычинки иногда оказываются атрофированными; это, повидимому, является следствием их бесполезности, так как к этому моменту еще не имеется готовых для опыления пестиков. Обратно, в цветах, открывающихся последними, пестики иногда оказываются атрофированными, ибо когда они готовы к опылению, вся пыльца уже израсходована. Он показывает далее на ряде постепенных переходов у Compositae,**что наблюдающаяся вследствие только что указанных причин тенденция производить либо мужские, либо женские цветочки распространяется иногда на все цветочки данной корзинки, а иногда даже и на все растение; в этом последнем случае вид становится двудомным. В тех редких, указанных во введении случаях, когда одни особи как однодомных, так и гермафродитных растений являются протерандричными, а другие протерогиничными, превращение их в двудомное состояние, вероятно, значительно облегчается, так как они уже состоят из двух совокупностей особей, различающихся до известной степени по своим воспроизводительным функциям.

Диморфные гетеростильные растения с еще большей легкостью могут стать двудомными, так как они также состоят из двух совокупностей особей, приблизительно одинаковой численности, еще более важным является, вероятно, то, что как мужские, так и женские органы различаются у двух форм не только по своей структуре, но и по функции, примерно таким же образом, как и репродуктивные органы двух различных видов, относящихся к одному и тому же роду. Если теперь два вида будут подвержены изменившимся, хотя бы и одинаковым образом, условиям, очевидно, что [эти условия] будут часто действовать

* «Beiträge zur Kenntniss» и т. д., стр. 117 и сл. Вся проблема стерильности растений под влиянием различных факторов рассмотрена в моей работе «Variation of Animals and Plants under Domestication», гл. XVIII, 2 изд., том. II, стр. 146—156 [см. настоящее издание, том IV, глава XVIII].

** «Ueber die Geschlechtsverhältnisse bei den Compositen», 1869, S. 89.

на них весьма различно; так, например, мужские органы у одной формы гетеростильного растения могут подвергаться влиянию тех неизвестных факторов, которые вызывают атрофию, иным образом, чем гомологичные им, но функционально отличающиеся от них органы другой формы; и в обратном отношении то же относится к женским органам. Таким образом, значительно облегчается отмеченная выше трудность в понимании того, каким путем какая-либо причина может повести к одновременной редукции и затем к окончательному подавлению мужских органов в одной половине особей данного вида и женских — в другой, между тем как все они находились в совершенно тождественных условиях существования.

Почти несомненно, что такая редукция, или подавление, действительно происходила у некоторых гетеростильных растений. Rubiaceae содержат больше гетеростильных родов, чем какое-либо другое семейство, а из широкого их распространения мы можем заключить, что многие из них сделались гетеростильными в отдаленные эпохи; таким образом, они имели много времени для того, чтобы некоторые их виды стали с тех пор двудомными. Аза Грей сообщил мне, что Coprosma является двудомной и что она через Nertera близко родственна Mitchella, которая, как нам известно, является диморфным гетеростильным видом. В мужских цветах Coprosma выдаются тычинки, а в женских — рыльца; таким образом, судя по родственным связям трех вышеупомянутых родов, можно с известной долей вероятия заключить, что древняя короткостолбчатая форма, имевшая длинные тычинки с большими пыльниками и крупными пыльцевыми зернами (как это наблюдается у различных родов Rubiaceae), превратилась в мужскую форму Coprosma, а древняя длинностолбчатая форма с короткими тычинками, маленькими пыльниками и мелкими пыльцевыми зернами, превратилась в женскую форму. Однако, по данным м-ра Михэна, * Mitchella сама является в некоторых районах двудомной, ибо, как он указывает, одна форма имеет маленькие сидячие пыльники без всяких следов пыльцы и вполне развитой пестик, в то время как у другой формы тычинки вполне развиты, а пестик рудиментарен. Он добавляет, что осенью можно наблюдать растения, имеющие огромное количество ягод, наряду с экземплярами, вовсе лишенными таковых. Если бы эти данные подтвердились, то было бы доказано, что Mitchella в одном районе является гетеростильной, а в другом двудомной.

Asperula также является родом из семейства Rubiaceae, и по опубликованному описанию двух форм *A. scoparia*, обитающей в Тасмании, я не сомневался, что она является гетеростильной; но когда я исследовал несколько присланных мне д-ром Гукером цветов, они оказались двудомными. Мужские цветы имеют большие пыльники и очень маленькую завязь, на которой заметны лишь следы рыльца без всякого столбика, между тем как женские цветы имеют крупную завязь, а пыльники [их] рудиментарны и, по всей видимости, совершенно лишены пыльцы. Если принять во внимание, как много родов семейства Rubiaceae являются гетеростильными, то весьма вероятно предположение, что эта Asperula происходит от какого-то гетеростильного предка; но к таким заключениям нужно относиться с осторожностью, так как нет ничего невероятного в том, что какой-то гомостильный представитель Rubiaceae стал двудомным. Кроме того, у одного родственного растения,

* «Proc. Acad. of Sciences of Philadelphia», July 28, 1868, p. 183.

Galium cruciatum, женские органы в большинстве нижних цветов недоразвиты, в то время как верхние остаются гермафродитными; здесь мы имеем видоизменение половых органов без какой бы то ни было связи с гетеростильностью.

М-р Твайтс сообщил мне, что на Цейлоне различные Rubiaceae гетеростильны, но у Discospermum одна из двух форм всегда бесплодна, так как завязь содержит приблизительно две недоразвившиеся семяпочки в каждом гнезде; в то же время у другой формы каждое гнездо содержит несколько вполне развившихся семяпочек, так что этот вид является, повидимому, строго двудомным.

Большинство видов южноамериканского рода Aegiphila, относящегося к Verbenaceae, по всей видимости, гетеростильны; как Фриц Мюллер, так и я сам считали, что это имеет место и в отношении *Ae. obdurata*, настолько сильно походят ее цветы на цветы гетеростильных видов. Но при исследовании цветов выяснилось, что пыльники длинностолбчатой формы были совершенно лишены пыльцы и едва достигали половины размеров пыльников другой формы, между тем как пестик был вполне развит. С другой стороны, у короткостолбчатой формы рыльца редуцированы до половины своей обычной длины и имеют при этом ненормальный вид, в то время как тычинки вполне развиты. Это растение является, следовательно, двудомным, и мы можем, как мне кажется, заключить, что какой-то короткостолбчатый предок, имевший длинные, выдающиеся из венчика тычинки, превратился в мужскую форму, а длинностолбчатый предок с нормально развитыми рыльцами — в женскую.

По числу плохих пыльцевых зерен в маленьких пыльниках коротких тычинок длинностолбчатой формы *Pulmonaria angustifolia* можно предположить, что эта форма имеет тенденцию превратиться в женскую; но другая короткостолбчатая форма как будто не становится более мужской. Некоторые данные говорят в пользу того, что воспроизводительная система у *Phlox subulata* точно так же подвержена какому-то изменению.

Я привел несколько известных мне случаев, где с значительной долей вероятия можно предполагать превращение гетеростильных растений в двудомные. Но вряд ли можно рассчитывать найти много таких случаев, так как число гетеростильных видов отнюдь невелико, по крайней мере в Европе, где они едва ли могли остаться незамеченными. Поэтому число двудомных видов, обязанных своим происхождением трансформации гетеростильных растений, вероятно, не так велико, как этого можно было бы ожидать в связи с легкой возможностью для них такого рода превращения.

При попытках найти случаи, подобные вышеописанным, мне пришлось исследовать ряд двудомных и частично-двудомных растений, которые стоят того, чтобы их описать, главным образом потому, что они показывают, насколько постепенными являются переходы на пути превращения гермафродитов в полигамные или двудомные виды.

Полигамные, двудомные и частично-двудомные растения

Euonymus Europaeus (Celastrineae).[92] — Бересклет описывается как гермафродит во всех ботанических трудах, к которым я обращался. Аза Грей указывает, что цветы американских видов являются совершенными, в то время как цветы близкого рода Celastrus считаются

«полигамно-двудомными». Если исследовать некоторое количество кустов нашего бересклета, то окажется, что примерно у половины их тычинки с хорошо развитыми пыльниками равны по длине пестикам, причем и пестик, по всей видимости, развит здесь хорошо. Другая половина имеет вполне развитый пестик и короткие тычинки с рудиментарными пыльниками, лишенными пыльцы; таким образом, эти кусты являются женскими. Все цветы на одном и том же растении имеют одинаковое строение. Женский венчик меньше венчика на пыльценосных кустах. Обе формы изображены на прилагаемых рисунках.

Вначале я не сомневался в том, что вид этот существует в двух формах — гермафродитной и женской; но мы увидим сейчас, что некоторые кусты, кажущиеся гермафродитными, никогда не производят плодов и являются по существу мужскими. Этот вид является, таким образом, полигамным в том смысле, как я употребляю этот термин, и [притом] трехдомным. Цветы посещаются многими двукрылыми и некоторыми мелкими перепончатокрылыми в целях высасывания нектара, выделяемого диском, но я не видел при этом ни одной пчелы; тем не менее другие насекомые достаточно эффективно опыляют женские кусты, растущие на расстоянии даже 30 ярдов от пыльценосных кустов.

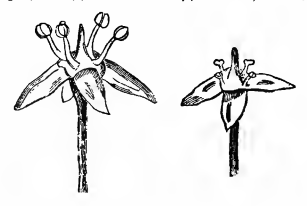


Рис. 12. *Euonymus Europaeus*

Небольшие пыльники, сидящие на коротких тычинках женских цветов, хорошо развиты и раскрываются нормально; но я никогда не мог обнаружить в них ни одного зерна пыльцы. Несколько затруднительно сравнивать длину пестиков в обеих формах, так как они в этом отношении несколько варьируют и продолжают расти после вызревания пыльников. Поэтому пестики в старых цветах у пыльценосного растения часто значительно длиннее, чем в молодых цветах женского растения. Учитывая это, были подвергнуты сравнению пестики пяти цветов с такого же числа гермафродитных, или мужских, кустов с пестиками [цветов с] пяти женских кустов; [это было сделано] до раскрытия пыльников и пока рудиментарные пыльники оставались розовыми и совершенно несморщенными. Эти две группы пестиков не различались по длине, или, если какое-либо различие и наблюдалось, то скорее более длинными были пестики пыльценосных цветов. У одного гермафродитного растения, которое в течение трех лет приносило очень немногочисленные и плохие плоды, пестик значительно превосходил по длине тычинки, имевшие хорошо развитые и еще закрытые пыльники; я никогда не наблюдал подобного случая у какого-либо женского растения. Неожиданным является и тот факт, что пестик в мужских и в полустерильных гермафродитных цветах не уменьшился в длине, особенно если при этом принять еще во внимание, что он очень слабо или совсем не выполняет присущей ему функции. Рыльца у обеих форм совершенно одинаковы; у некоторых пыльценосных растений, которые никогда не приносят ни одного плода, я обнаружил, что поверхность рыльца была клейкой, так что зерна пыльцы прилипали к ней и выпускали свои пыльцевые трубки. Семяпочки у обеих форм одинаковых размеров. Поэтому и наиболее проницательные ботаники, если бы они судили

только по строению, никогда не предположили бы, что некоторые из кустов по своим функциям являются исключительно мужскими.

Из тринадцати кустов, росших рядом друг с другом в живой изгороди, восемь было женских, совершенно лишенных пыльцы, и пять гермафродитов с хорошо развитыми пыльниками. Осенью восемь женских кустов были обильно покрыты плодами, за исключением одного, имевшего ограниченное число их. Из пяти гермафродитов один имел дюжину или две плодов, а остальные четыре куста — несколько дюжин; но число их было ничтожно по сравнению с количеством плодов на женских кустах, так что одна ветвь от двух до трех футов длиной с одного из женских кустов имела больше плодов, чем любой из гермафродитных кустов. Разница в количестве плодов у этих двух групп кустов тем замечательнее, что, как это видно из приведенных выше рисунков, рыльца пыльценосных цветов вряд ли могут избегнуть получения собственной пыльцы, тогда как опыление женских цветов зависит от пыльцы, переносимой на них мухами и мелкими перепончатокрылыми, которые далеко не являются столь эффективными переносчиками пыльцы, как пчелы.

Я решил подвергнуть более тщательному наблюдению в течение нескольких последовательных лет кусты, которые росли в другом месте, на расстоянии примерно одной мили. Поскольку женские кусты оказались столь высоко продуктивными, я отметил лишь два из них буквами A и B и пять пыльценосных кустов буквами от C до G. Я хочу заранее указать, что 1865 год был очень благоприятным для плодоношения всех кустов, особенно же для пыльценосных, из коих некоторые при менее благоприятных условиях были бы совершенно бесплодными. Лето 1864 года было неблагоприятным. В 1863 г. женский куст A принес «немного плодов», в 1864 г. — всего лишь 9, и в 1865 г. — 97 плодов. Женский куст B в 1863 г. был «усыпан плодами», в 1864 г. принес 28 плодов, а в 1865 г. — «бесчисленное множество прекрасных плодов». Добавлю, что три других женских куста, росшие рядом, были также взяты под наблюдение, но только в 1863 г., и тогда они имели множество плодов. Что касается пыльценосных кустов, то отмеченный буквой C в 1863 и 1864 годах не имел ни одного плода, но в 1865 г. он дал не менее 92 плодов, которые, однако, были очень плохие. Я выбрал одну из лучших ветвей с 15 плодами, и последние содержали 20 семян, т. е. в среднем по 1,33 семени на каждый плод. Я взял тогда наудачу 15 плодов с соседнего женского куста, и в них оказалось 43 семени, т. е. больше чем вдвое, или в среднем по 2,86 семени на один плод. Многие плоды с женских кустов имели по четыре семени и лишь один плод имел только одно семя; в то же время ни один из плодов с пыльценосных кустов не имел четырех семян. Кроме того, при сравнении обеих групп семян обнаружилось, что семена с женских кустов были более крупными. Второй пыльценосный куст, D, имел в 1863 г. около двух дюжин плодов, в 1864 г. — только три плохих плода, каждый из которых содержал по одному семени, и в 1865 г. — 20 столь же плохих плодов. Наконец, три пыльценосных куста E, F и G в течение трех лет — 1863, 1864 и 1865 — не дали ни одного плода.

Мы видим, таким образом, что женские кусты незначительно различаются между собой по степени плодовитости, а пыльценосные — в сильной степени. Мы имеем полную градацию от женского куста B, который в 1865 г. был покрыт «бесчисленными плодами», через женский куст A, принесший в том же году 97 плодов, — через пыльценосный

куст C, давший в этом году 92 плода, которые, однако, содержали в среднем лишь незначительное количество мелких семян, — через куст D, который принес лишь 20 плохих плодов, — к трем кустам E, F и G, которые не дали ни в этом и ни в одном из двух предшествующих годов ни единого плода. Если бы эти последние кусты и наиболее плодовитые женские вытеснили все другие, бересклет стал бы функционально не менее строго двудомным, чем любое другое [двудомное] растение на земном шаре. Этот случай кажется мне очень интересным, так как он показывает, насколько постепенно гермафродитное растение может превращаться в двудомное. *

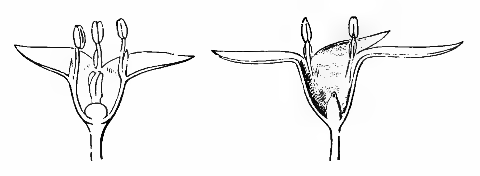
Зная, что органы, почти или совершенно переставшие выполнять свои функции, обычно уменьшаются в размерах, [мы должны признать] замечательным тот факт, что пестики пыльценосных растений равны по длине или даже превосходят пестики высокоплодовитых женских растений. Этот факт привел меня сначала к предположению, что некогда бересклет был гетеростильным, причем гермафродитные и мужские растения первоначально были длинностолбчатыми; с тех пор их пестики уменьшились в длине, но тычинки сохранили свои прежние размеры; женские растения, напротив того, первоначально были короткостолбчатыми, и пестик их был такой же величины, как и в настоящее время, между тем как тычинки с тех пор заметно уменьшились и стали рудиментарными. Подобного рода превращение является, по крайней мере, мыслимым, хотя оно противоположно тому, что, повидимому, в действительности имело место у некоторых родов Rubiaceae и у Aegiphila, поскольку у этих растений короткостолбчатая форма превратилась в мужскую, а длинностолбчатая — в женскую. Однако более простое объяснение заключается в том, что для редукции пестиков в мужских и гермафродитных цветках нашего Euonymus прошло еще недостаточно времени, хотя эта точка зрения не объясняет, почему пестики в пыльценосных цветах иногда бывают длиннее, чем в женских.

Fragaria vesca, Virginiana, Chiloensis и пр. (Rosaceae). — Тенденция к разделению полов у культурной земляники, повидимому, выражена гораздо сильнее в Соединенных Штатах, чем в Европе; и это, вероятно, обусловлено непосредственным влиянием климата на органы размножения. В лучшей работе, которую мне пришлось видеть,** указывается, что многие из разновидностей, встречающихся в Соединенных Штатах, состоят из трех форм; а именно, женских особей, которые дают очень значительный урожай плодов, гермафродитных, которые «редко дают что-либо, кроме очень скудного урожая низкокачественных и плохо развитых ягод», и мужских, которые совершенно не плодоносят. Наиболее искусные садоводы сажают «семь рядов женских растений, затем один ряд гермафродитных, и так через все поле». У мужских особей цветы крупные, у гермафродитных — средней величины

* Согласно Фрицу Мюллеру («Bot. Zeitung», 1870, S. 151) один вид Chamissoa (Amaranthaceae) в Южной Бразилии находится примерно в том же положении, что и наш Euonymus. Семяпочки одинаково развиты у обеих форм. У женской формы пестик нормально развит, но пыльники совершенно лишены пыльцы. У пыльценосной формы пестик короткий, и [лопасти] рыльца никогда не отделяются друг от друга; поэтому, хотя их поверхность и покрыта довольно хорошо развитыми сосочками, они не могут быть оплодотворены. Эти последние растения обыкновенно не дают плодов и поэтому, по своим функциям, являются мужскими. Тем не менее, в одном случае Фриц Мюллер нашел цветы подобного рода, у которых [лопасти] рыльца были разъединены, и они давали некоторое количество плодов.

** Mr. Leonard Wray, в «Gard. Chron.», 1861, p. 716.

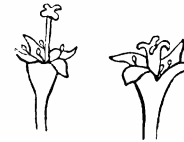
и у женских — маленькие. Женские растения дают мало побегов [усов, плетей], между тем как обе другие формы производят большое их количество; вследствие этого пыльценосные формы, как это наблюдалось в Англии и Соединенных Штатах, размножаются очень быстро и стремятся вытеснить женские формы. Из этого мы можем заключить, что на развитие семяпочек и плодов затрачивается гораздо больше жизненной энергии, чем на выработку пыльцы. Другой вид — земляника высокая [мускатная; Hautbois strawberry] (*F. elatior*) — является в еще более строгом смысле двудомным; Линдли вывел, однако, путем селекции гермафродитную линию.*



Длинностолбчатая мужская форма Короткостолбчатая мужская форма

Рис. 13. *Rhamnus catharticus* (по Каспари)

Rhamnus catharticus (Rhamneae). — Об этом растении хорошо известно, что оно двудомное. Мой сын Уиллиам нашел оба пола растущими примерно в равных количествах на острове Уайт и прислал мне экземпляры [обеих форм] и наблюдения над ними. Каждый пол состоит из двух суб-форм. Две мужские формы различаются по своим пестикам: у одних растений он очень маленький, без ясно различимого рыльца, у других — пестик значительно более развит и на поверхности рыльца имеются довольно крупные сосочки. Семяпочки у обеих мужских форм находятся в редуцированном состоянии. После того как я сообщил об этом профессору Каспари, он исследовал целый ряд мужских растений в Ботаническом саду в Кенигсберге, где вовсе не было женских экземпляров, и прислал мне приведенные [здесь] рисунки.



Длинностолбчатая женская форма Короткостолбчатая женская форма

Рис. 14. *Rhamnus catharticus*

У английских растений лепестки редуцированы не так сильно, как это изображено на рисунке. Мой сын наблюдал, что мужские растения с довольно хорошо развитым пестиком имеют цветы несколько бо́льших размеров и, что весьма удивительно, их зерна пыльцы немного превосходят по своему диаметру зерна пыльцы мужских растений с сильно редуцированными пестиками. Этот факт противоречит предположению, что рассматриваемый вид был когда-то гетеростильным, ибо в последнем случае следовало бы ожидать, что растения с более коротким столбиком будут иметь более крупные зерна пыльцы.

У женских растений тычинки очень сильно редуцированы, гораздо сильнее, чем пестики у мужских растений. Пестик варьирует

* Ссылки и более подробные сведения по этому предмету см. в «Variation under Domestication», гл. X, 2 изд., том I, стр. 375 [см. наст. изд., том IV].

по длине у женских растений весьма заметно, так что по длине этого органа они могут быть разделены на две суб-формы. Как тычинки, так и чашелистики у женских растений значительно меньше, чем у мужских, и чашелистики не загибаются книзу, как это наблюдается у мужских растений при полном развитии цветка. Все цветы на одном и том же мужском или одном и том же женском кусте всегда относятся к какой-либо одной суб-форме, хотя и подвержены некоторой изменчивости, а так как мой сын никогда не испытывал затруднений в решении вопроса, к какой группе следует отнести данное растение, то он полагает, что две суб-формы каждого пола не переходят одна в другую. Я не могу предложить какой-либо теории, удовлетворительно объясняющей образование четырех форм у этого растения.

Rhamnus lanceolatus встречается в Соединенных Штатах, как мне сообщил проф. Аза Грей, в двух гермафродитных формах. У одной, которая может быть названа короткостолбчатой, цветы почти одиночные и имеют пестик, достигающий примерно двух третей или только половины той длины, которая наблюдается у другой формы; рыльца у короткостолбчатой формы также короче. Тычинки у обеих форм одинаковой длины, но пыльники короткостолбчатой формы, насколько я могу судить по немногим засушенным цветкам, содержат несколько меньшее количество пыльцы. Мой сын сравнил зерна пыльцы двух форм, и среднее из десяти измерений показало, что диаметр зерен длинностолбчатых цветов относится к диаметру зерен пыльцы короткостолбчатых цветов, как 10 к 9; таким образом, две гермафродитные формы рассматриваемого вида напоминают в этом отношении две мужские формы *R. catharticus*. Длинностолбчатая форма встречается не так часто, как короткостолбчатая. Последняя, по словам Аза Грея, более плодовита, как это и можно было ожидать, поскольку она, повидимому, производит меньше пыльцы и зерна пыльцы у нее меньших размеров; следовательно, из двух форм короткостолбчатая больше приближается к женской. Длинностолбчатая форма приносит большее количество цветов, которые собраны в соцветия, а не являются почти одиночными [sub-solitary]; они дают некоторое количество плодов, но, как уже было указано, менее плодовиты, чем [цветы] другой формы; таким образом. эта форма должна быть признана более приближающейся к мужской. Если предположить, что мы имеем здесь гермафродитное растение, превращающееся в двудомное, то необходимо отметить два обстоятельства: во-первых, бóльшую длину пестика у формы, которая начинает приближаться к мужской; с весьма близким к этому случаем мы встретились, сравнивая гермафродитные формы Euonymus с женскими; во-вторых, бóльшие размеры зерен пыльцы в цветах, приближающихся к мужским; это, может быть, следует приписать тому, что они сохранили свои нормальные размеры, тогда как в цветах, приближающихся к женской форме, зерна пыльцы оказались редуцированными. Длинностолбчатая форма *R. lanceolatus*, повидимому, соответствует мужской форме *R. catharticus*, которая имеет более длинный пестик и более крупные зерна пыльцы. Природа различных форм этого рода станет, может быть, более ясной, если будет установлена сила воздействия пыльцы каждой из форм на рыльце обеих форм. Многие другие виды Rhamnus являются, как указывают, двудомными * или почти двудомными. С другой стороны, *R. frangula*[93] является обыкновенным

* Lecoq, «Géogr. Bot.», t. V. 1856, pp. 420—426.

гермафродитом, ибо мой сын нашел большое количество кустов, которые все были одинаково обильно покрыты плодами.

Epigaea repens (Ericaceae). — Это растение находится, повидимому, в том же почти состоянии, что и *Rhamnus catharticus.* Оно описано Аза Греем * в четырех формах. (1) С длинным столбиком, хорошо развитым рыльцем и короткими недоразвитыми тычинками. (2) С более коротким столбиком, но так же хорошо развитым рыльцем и короткими недоразвитыми тычинками. Эти две женские формы составляли около 2% всех экземпляров, полученных из одной местности в Мэнне; однако все плодоносящие особи относились к первой форме. (3) Столбик длинный, как у № 1, но с недоразвитым рыльцем, тычинки развиты нормально. (4) Столбик короче, чем у предыдущей формы, рыльце недоразвито, тычинки развиты нормально. Последние две формы являются, очевидно, мужскими. Таким образом, как указывает Аза Грей, «цветы могут быть разделены на две группы, каждая в двух модификациях; обе основные группы различаются характером и степенью развитости рыльца и большей или меньшей редукцией тычинок, а их модификации — длиной столбика». М-р Михэн описал ** чрезвычайную изменчивость венчика и чашечки этого растения и показал, что оно является двудомным. Было бы весьма желательно сравнить зерна пыльцы обеих мужских форм и их оплодотворяющую силу по отношению к двум женским формам.

Ilex aquifolium (Aquifoliaceae). — Из ряда работ, просмотренных мною, только один автор *** указывает, что падуб является двудомным. В течение нескольких лет я исследовал много растений, но ни разу не нашел ни одного настоящего гермафродита. Я упоминаю об этом роде потому, что тычинки в женских цветах хотя и совершенно лишены пыльцы, но лишь не на много короче, иногда и вовсе не короче вполне развитых тычинок в мужских цветах. Завязь в мужских цветах маленькая, а столбик почти редуцирован. Нити вполне развитых тычинок прирастают к лепесткам на большем протяжении, чем в женских цветах. Последние имеют несколько меньший венчик, чем мужские цветы. Мужские деревья дают большее количество цветов, чем женские. Аза Грей сообщил мне, что *I. opaca,*[94] который замещает в Соединенных Штатах наш обыкновенный падуб, повидимому (судя по засушенным цветам) находится в аналогичном состоянии; то же наблюдается, по Вошэ, у многих других, хотя и не у всех, видов этого рода.

Гинодиэцичные растения

Описанные до сих пор растения либо обнаруживают тенденцию стать двудомными, либо, по всей видимости, стали таковыми на протяжении позднейшего времени. Но виды, к рассмотрению которых мы обратимся теперь, состоят из гермафродитов и женских особей, не имеют мужских особей, и редко обнаруживают тенденцию к двудомности, поскольку об этом можно судить по их современному состоянию и по отсутствию видов, имеющих раздельные полы в пределах одних и тех же групп. Виды, относящиеся к рассматриваемому классу, которые

* «American Journal of Science», July 1876. Также «The American Naturalist», 1876, p. 490.

** «Variations in *Epigaea repens*», «Proc. Acad. Nat. Soc. of Philadelphia», May 1868, p. 153.

*** Vaucher, «Hist. Phys. des Plantes d'Europe», 1841, t. II, p. 11.

я назвал гинодиэцичными, встречаются среди различных, весьма друг от друга отдаленных семейств; но (как уже было давно отмечено ботаниками) они значительно более обыкновенны среди Labiatae, чем в какой-либо другой группе. Такие случаи были отмечены мною в отношении *Thymus serpyllum* и *vulgaris, Satureia hortensis, Origanum vulgare* и *Mentha hirsuta*;[95] другие отмечают их у *Nepeta glechoma*,[96] *Mentha vulgaris*[97] и *aquatica*, и у *Prunella vulgaris*. У двух последних видов, согласно Г. Мюллеру, женская форма встречается редко. К перечисленным видам необходимо добавить еще *Dracocephalum Moldavicum, Melissa officinalis* и *clinipodium*,[98] и *Hyssopus officinalis*. * У двух последних растений женская форма также, повидимому, является редкой, так как я вырастил от них много сеянцев, и все они оказались гермафродитами. Во введении было уже указано, что андродиэцичные растения, как они могут быть названы, т. е. растения, заключающие гермафродитов и мужских особей, являются крайне редкими, если они вообще существуют.

Thymus serpyllum. — В состоянии органов размножения гермафродитных растений не наблюдается никаких особенностей; это же относится и ко всем нижеследующим видам. Женские особи у рассматриваемого вида приносят несколько меньшее количество цветов и имеют немного меньших размеров венчик, чем гермафродиты; около Торквея, где это растение встречается в изобилии, я, после некоторого опыта, мог различать две формы, даже быстро проходя мимо них. Согласно Вошэ, меньшая величина венчика у женских особей характерна для большинства или даже для всех вышеназванных Labiatae. Пестик у женских особей хотя и варьирует несколько по длине, но обычно короче, чем у гермафродитов, причем края рыльца у него шире и состоят из менее плотной ткани. Тычинки женских особей очень сильно варьируют по длине; обычно они заключены в трубке венчика, и их пыльники не содержат нормально развитой пыльцы; однако, после долгих поисков, я нашел одно растение с несколько выдающимися [из венчика] тычинками, пыльники которых содержали очень немного нормальных по величине зерен пыльцы, наряду со множеством мелких и пустых. У некоторых женских особей тычинки очень коротки, и их мелкие пыльники хотя и были разделены на два нормальных гнезда, или loculi, не содержали никаких следов пыльцы; у других же пыльники по диаметру не превышали нитей, на которых они сидели, и не были разделены на два гнезда. Судя по тому, что я сам видел, и по описаниям других, все растения [этого вида] в Британии, Германии и близ Ментоны находятся в указанном состоянии; я ни разу не находил ни одного цветка с редуцированным пестиком. Весьма любопытно поэтому, что, по Дельпино,** это растение обычно является триморфным в окрестностях Флоренции, состоя из мужских особей с редуцированными

* H. Müller, «Die Befruchtung der Blumen», 1873, и «Nature», 1873, p. 161. Vaucher, «Plantes d'Europe», t. III, p. 611. O Dracocephalum см. у Шимпера, которого цитирует Braun, «Annals and Mag. of Nat. Hist.», 2nd series, vol. XVIII, 1856, p. 380. Lecoq, «Géographie Bot. de l'Europe», t. VIII, pp. 33, 38, 44 и т. д. Как Вошэ, так и Лекок заблуждались, считая, что многие из названных в тексте растений являются двудомными. Повидимому, они принимали гермафродитную форму за мужскую; возможно, что они были введены в заблуждение [тем обстоятельством, что] пестик достигает нормального развития и соответственной длины лишь через некоторое время после растрескивания пыльников.

** «Sull'Opera, la Distribuzione dei Sessi nelle Piante», etc., 1867, p. 7. В отношении Германии см. H. Müller, «Die Befruchtung», etc., S. 327.

пестиками, женских — с редуцированными тычинками и гермафродитов.

Для меня оказалось очень трудным установить относительную численность двух форм около Торквея. Они часто растут вперемежку друг с другом, но [при этом попадаются] большие участки, заросшие только одной формой. Сначала я думал, что обе формы примерно одинаковы по численности; но, исследовав каждое из растений, росших по самому краю небольшого, около 200 ярдов в длину, нависшего сухого утеса, я нашел всего 12 женских особей; все остальные, в числе нескольких сотен, были гермафродиты. Далее, на обширном, отлого поднимающемся откосе, который был так густо покрыт этим растением, что с расстояния полумили казался розовым, я не мог обнаружить ни одного женского растения. Таким образом, гермафродиты должны по численности сильно превышать женские особи, по крайней мере в исследованных мною местностях. Очень сухие местности, повидимому, благоприятствуют наличию женской формы. У некоторых из других вышеназванных Labiatae характер почвы или климата также, повидимому, определяет наличие [в данном месте] какой-либо одной или обеих форм; так, в 1873 г. м-р Харт обнаружил, что все растения *Nepeta glechoma*, которые он исследовал около Килькенни в Ирландии, оказались женскими, тогда как в районе Бата все оказались гермафродитными, а в районе Гертфорда были представлены обе формы, но гермафродитные преобладали. * Было бы, однако, заблуждением считать, что характер условий определяет форму независимо от наследственности; так, я высеял на одной небольшой грядке семена *T. serpyllum*, собранные в Торквее исключительно с женских особей, и из них получились в большом количестве обе формы. Имеются все основания полагать, что одна и та же особь растения, как бы сильно она ни разрасталась, всегда сохраняет [свою принадлежность к] одной и той же форме; [об этом можно судить] по большим участкам, заросшим [растениями] одной и той же формы. В двух удаленных друг от друга садах я нашел заросли лимонного тимьяна (*T. citriodorus*, разновидность *T. serpyllum*), которые росли там, по полученным мною сведениям, в течение многих лет, и все цветы были женскими.

Для выяснения плодовитости двух форм я отметил в Торквее крупное гермафродитное и крупное женское растения примерно одинаковых размеров, и когда семена созрели, я собрал все соцветия. Обе кучки [соцветий] были примерно одинакового объема, но с женского растения оказалось 160 соцветий, и их семена весили 8,7 грана, в то время как с гермафродитного растения получилось 200 соцветий, и семена их весили только 4,9 грана, так что семена женского растения относились по своему весу к семенам гермафродитного, как 100 к 56. Если сравнить относительный вес семян из равного числа соцветий обеих форм, то это отношение составит 100 для женской формы к 45 для гермафродитной.

Thymus vulgaris. — Обыкновенный садовый тимиан почти во всех отношениях походит на *T. serpyllum*. Можно заметить те же незначительные различия в строении рыльца обеих форм. У женских особей тычинки обычно не так сильно редуцированы, как у аналогичной формы *T. serpyllum*. У некоторых экземпляров, присланных мне м-ром Моггриджем из Ментоны вместе с приведенными здесь рисунками, пыльники женской формы, хотя и небольшие, но хорошо развиты;

* «Nature», June 1873, p. 162.

однако они содержали очень немного пыльцы, причем нельзя было обнаружить ни одного нормального пыльцевого зерна. Из купленных семян, посеянных на одну и ту же маленькую грядку, было выращено восемнадцать сеянцев, из которых семь оказались гермафродитными, а одиннадцать женскими особями. Они были предоставлены свободному посещению пчел, и, без сомнения, каждый женский цветок подвергся опылению, так как, когда я исследовал под микроскопом большое число рылец с женских растений, нельзя было найти ни одного, к которому бы не пристали зерна пыльцы тимиана. Семена с одиннадцати женских растений были тщательно собраны, и их вес оказался равным 98,7 грана, в то время как семена с семи гермафродитных растений весили 36,5 грана. Это дает для одинакового числа растений отношение 100 к 58; мы видим здесь, как и в предыдущем случае, насколько женские растения плодовитее гермафродитов. Обе группы семян были высеяны отдельно на две соседние грядки, и сеянцы как из семян гермафродитных, так и из семян женских материнских растений состояли из обеих форм.

Satureia hortensis.— Одиннадцать сеянцев были выращены в отдельных горшках в парнике и затем помещены в оранжерею. Они состояли из десяти женских особей и одного единственного гермафродита. Я не знаю, являлись ли или нет те условия, в которых они находились, причиной сильного преобладания женских особей. У женских особей пестик несколько длиннее, чем у гермафродитной особи, а тычинки представляют собою лишь рудименты с мелкими бесцветными пыльниками, лишенными пыльцы. Окна оранжереи оставались открытыми, и цветы непрерывно посещались шмелями и обыкновенными пчелами. Хотя десять женских особей не произвели ни одного зерна пыльцы, все они были полностью опылены [пыльцой] единственного гермафродитного растения, что является любопытным фактом. Необходимо добавить, что в моем саду не имелось ни одного другого растения этого вида. Семена были собраны с лучшего женского растения, и они весили 78 гранов, в то время как семена гермафродитного растения, которое в общем было крупнее женского, весили только 33,2 грана, что дает отношение 100 к 43. Женская форма является, таким образом, гораздо более плодовитой, чем гермафродитная, как и в двух предшествующих случаях; но гермафродит был здесь по необходимости самоопылен, что, возможно, уменьшило его плодовитость.

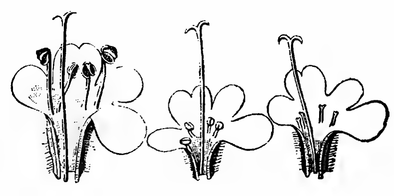


Рис. 15. *Thymus vulgaris* (увеличено)

Мы можем теперь рассмотреть те вероятные способы, при помощи которых столь многие Labiatae оказались разделенными на две формы, а также достигнутые благодаря этому преимущества. Г. Мюллер * предполагает, что первоначально некоторые особи варьировали таким образом, что образовывали более заметные цветы, которые обычно в пер-

* «Die Befruchtung der Blumen». S. 319, 326.

вую очередь и посещались насекомыми; последние, покрывшись их пыльцой, перелетали затем на менее заметные цветы и опыляли их. Образование пыльцы на этих последних растениях становилось, таким образом, излишним, а в то же время редукция тычинок оказывалась выгодной для вида, так как это предохраняет его от бесполезного расхода. Таким путем эти растения превращались в женские особи. Но может быть предложено и другое объяснение: так как образование значительного количества семян имеет, очевидно, для многих растений большое значение и так как, как мы видели в трех приведенных выше случаях, женские формы производят значительно большее количество семян, чем гермафродитные, то эта возросшая плодовитость и кажется мне более вероятной причиной образования и разделения двух форм. Из приведенных выше данных следует, что десять растений *Thymus serpyllum* в случае, если они состоят наполовину из гермафродитов и наполовину из женских особей, дали бы такое количество семян, которое относилось бы к количеству семян от десяти гермафродитных растений, как 100 к 72. При аналогичных условиях эти же соотношения у *Satureia hortensis* составили бы (вследствие возможного здесь самоопыления гермафродита) 100 к 60. Возникли ли две формы из особей, которые вариировали и давали большее, чем обычно, количество семян и вследствие этого меньше пыльцы; или же вследствие того, что тычинки у некоторых особей по какой-то неизвестной причине имели тенденцию редуцироваться, в связи с чем [указанные особи] стали образовывать больше семян, — решить невозможно; но в том и другом случае, если тенденция к усиленному образованию семян будет постоянно поддерживаться, результатом явится полная редукция мужских органов. Я рассмотрю теперь причину меньшей величины венчика у женских особей.

Scabiosa arvensis [99] (Dipsaceae.)— Г. Мюллер показал, что этот вид существует в Германии в гермафродитной и женской формах.* В окрестностях моего дома (Кент) женские растения сильно отстают по численности от гермафродитов. Тычинки женских особей сильно варьируют по степени своей редуцированности; у некоторых растений они совсем короткие и не производят пыльцы, у других достигают зева венчика, но их пыльники не имеют и половины нормальной величины, никогда не раскрываются и содержат лишь немного бесцветных и небольших по диаметру пыльцевых зерен. Гермафродитные цветы строго протерандричны, и Г. Мюллер указывает, что в то время как рыльца на одной и той же цветочной головке вызревают примерно одновременно, тычинки раскрываются одна за другой; таким образом, получается большой избыток пыльцы, который служит для опыления женских растений. Поскольку образование пыльцы у одной группы растений стало, таким образом, излишним, их мужские органы более или менее полностью редуцировались. Если бы впоследствии было доказано, что женские растения, как это представляется вероятным, дают больше семян, чем гермафродитные, я склонился бы к тому, чтобы распространить на эти растения ту же точку зрения, которую я высказал в отношении Labiatae. Я наблюдал также наличие двух форм у нашей эндемичной *S. succisa* [100] и у экзотической *S. atro-purpurea*. [101] У последнего растения

* «Befruchtung der Blumen», etc., S. 368. Две формы встречаются не только в Германии, но и в Англии и во Франции. Лекок («Géographie Bot.», 1857, t. VI, pp. 473, 477) указывает, что мужские растения существуют наряду с гермафродитами и женскими особями; но возможно, что он был введен в заблуждение тем обстоятельством, что цветы [этого вида] строго протерандричны. По указаниям Лекока, *S. succisa* точно так же, повидимому, встречается во Франции в двух формах.

в отличие от того, что имеет место у *S. arvensis*, женские цветы, и в особенности более крупные краевые, меньше цветов гермафродитной формы. По Лекоку, женские цветочные головки *S. succisa* точно так же меньше тех, которые находятся на растениях, называемых Лекоком мужскими, но которые, вероятно, являются гермафродитами.

Echium vulgare (Boragineae).— Обыкновенная гермафродитная форма, повидимому, является протерандричной и больше говорить о ней нет надобности. Женская форма отличается тем, что имеет значительно меньших размеров венчик и более короткий пестик, но с хорошо развитым рыльцем. Тычинки короткие; пыльники совершенно не содержат нормально развитых зерен пыльцы, вместо которых имеются желтые, сморщенные клетки, не набухающие в воде. Некоторые растения занимают промежуточное положение, иначе говоря, одна, две или три тычинки нормальной длины и имеют нормально развитые пыльники, тогда как остальные тычинки рудиментарны. У одного такого растения половина одного пыльника содержала зеленые нормально развитые зерна пыльцы, а другая половина — желтовато-зеленые недоразвитые зерна. Обе формы образовали семена, но мне не удалось заметить, в одинаковом ли количестве. Предполагая, что состояние пыльников могло быть следствием поражения каким-либо грибком, я исследовал их [под микроскопом] как в зачаточной, так и в зрелой стадии, но не мог найти следов какого-либо мицелия. В 1862 г. было найдено много женских растений; в 1864 г. в двух местностях было собрано 32 растения, из которых ровно половина оказались гермафродитами, четырнадцать — женскими особями и два находились в промежуточном состоянии. В 1866 г. в другом месте было собрано 15 растений, которые состояли из четырех гермафродитов и одиннадцати женских особей. Добавлю, что это лето было дождливым, а это доказывает, что редукция тычинок вряд ли явилась следствием сухости тех мест, где росли эти растения, как я одно время считал вероятным. Семена от одного гермафродитного растения были высеяны в моем саду, и из 23 выращенных сеянцев один относился к промежуточной форме, а все остальные были гермафродитами, хотя два или три из них имели необычайно короткие тычинки. Я справлялся во многих ботанических трудах, но не нашел никакого указания на то, что это растение варииирует описанным здесь образом.

Plantago lanceolata (Plantagineae).— Дельпино указывает, что это растение встречается в Италии в трех формах, образующих постепенный переход от анемофильности к энтомофильности. Согласно Г. Мюллеру,* в Германии встречаются только две формы, ни одна из которых не имеет какого-либо специального приспособления для опыления с помощью насекомых; обе эти формы, повидимому, являются гермафродитами. Я нашел, однако, в Англии в двух местах женские и гермафродитные формы, растущие совместно: этот же факт наблюдался и другими.** Женские особи встречаются реже, чем гермафродиты; тычинки у них короткие, а их пыльники, окрашенные в молодом состоянии в более светлозеленый цвет, чем у другой формы, нормально раскрываются, однако либо совершенно не содержат пыльцы, либо имеют незначительное количество недоразвитых зерен, варьирующих по величине. Все колосья на одном растении относятся к одной и той же форме. Хорошо известно, что этот вид является строго протерогеничным, и я заметил, что на торчащих рыльцах как гермафродитных, так и женских цветов проросли пыльцевые трубки, между тем как собственные их пыльники были еще незрелыми и не высовывались из бутонов. ***Plantago media*** не образует двух форм, но, согласно описанию Аза Грея,*** это,

* «Die Befruchtung», etc., S. 342.

** Mr. C. W. Crocker, в «The Gardener's Chronicle», 1864, p. 294. М-р У. Маршалл писал мне из Эли (Ely) в том же смысле.

*** «Manual of the Botany of the N. United States», 2nd edit., 1856, p. 269. См. также «American Journal of Science», Nov. 1862, p. 419, и «Proc. American Academy of Science», Oct. 14, 1862, p. 53.

повидимому, имеет место у четырех североамериканских видов. У той формы этих растений, которая снабжена короткими тычинками, венчик полностью не раскрывается.

Cnicus, Serratula, Eriophorum.— Среди сложноцветных, как указывает сэр Дж. Э. Смит, *Cnicus palustris* и *acaulis*[102] встречаются в виде гермафродитов и женских особей, причем первые являются более частыми. У *Serratula tinctoria* можно проследить правильный переход от гермафродитной формы к женской; у одного их женских растений тычинки были настолько длинны, что пыльники окружали столбик, как в гермафродитных цветах, но содержали очень небольшое количество и притом недоразвитых зерен пыльцы; у другого женского растения, напротив того, пыльники были редуцированы гораздо сильнее, чем обычно. Наконец, д-р Дикай показал, что у *Eriophorum angustifolium* (Cyperaceae) гермафродитные и женские формы встречаются в Шотландии и арктических областях, и обе дают семена.*

Любопытно, что у всех вышеописанных полигамных, двудомных и гинодиэцичных растений, у которых наблюдалось хоть какое-либо различие в величине венчика у двух или трех форм, женские особи, тычинки которых более или менее или совершенно редуцированы, имеют несколько больший венчик, чем гермафродиты или мужские особи. Это относится к Euonymus, *Rhamnus catharticus*, Ilex, Fragaria, ко всем или, по крайней мере, к большинству вышеназванных Labiatae, к *Scabiosa atro-purpurea* и к *Echium vulgare*. По данным фон Моля, это же относится к *Cardamine amara, Geranium silvaticum, Myosotis* и *Salvia*. С другой стороны, как замечает фон Моль, если какое-либо растение приносит наряду с гермафродитными цветами другие, которые являются мужскими вследствие более или менее полной редукции женских органов, то венчики мужских цветов нисколько не увеличиваются в размере; последнее наблюдается лишь в исключительных случаях и в незначительной степени, как, например, у Acer.** Поэтому представляется вероятным, что уменьшение размеров женских венчиков в вышеуказанных случаях обусловлено тенденцией к редукции, перешедшей с тычинок на лепестки. Мы знаем, насколько тесно связаны эти органы в махровых цветах, в которых тычинки легко превращаются в лепестки. В самом деле, некоторые ботаники считают, что лепестки представляют собою не непосредственно метаморфозированные листья, а продукт метаморфоза тычинок. Что уменьшение величины венчика в вышеуказанных случаях до некоторой степени является косвенным результатом модификации органов размножения, подтверждается тем фактом, что у *Rhamnus catharticus* редуцированы по своим размерам не только листочки венчика, но и зеленые, мало заметные чашелистики женских особей, а у земляники наиболее крупные цветы свойственны мужским особям, средней величины — гермафродитам и наиболее мелкие — женским особям. Это последнее обстоятельство, — изменчивость величины венчика у некоторых из вышеуказанных видов, например, у обыкновенного тимьяна, — наряду с тем фактом, что венчик никогда не различается очень сильно по величине у двух форм, заставляет меня сильно сомневаться в том, могло ли здесь проявиться действие естественного отбора, т. е. могло ли, в соответствии с точкой зрения Г. Мюллера, оказаться достаточным для постепенной редукции венчика у женских цветов то преимущество, которое вытекало из посещения насеко-

* Sir J. E. Smith, «Trans. Linn. Soc.», vol. XIII. p. 599. Dr. Dickie, «Journal Linn. Soc. Bot.», vol. IX, 1865, p. 161.

** «Bot. Zeitung». 1863. S. 326.

мыми в первую очередь пыльценосных цветов. Мы должны не упускать из виду, что, поскольку гермафродитная форма является нормальной, ее венчик, повидимому, сохранил первоначальную свою величину.* Нельзя не указать еще на одно возражение против вышеприведенного взгляда, а именно, что редукция тычинок у женских особей вследствие закона компенсации должна была бы повести к увеличению размеров венчика; это, быть может, и случилось бы, если бы средства, сбереженные в результате недоразвития тычинок, не были направлены на женские органы размножения, вследствие чего эта форма стала более плодовитой.

* Мне не кажется, чтобы в приведенном случае можно было принять взгляд Кернера («Die Schutzmittel des Pollens», 1873, S. 56), согласно которому большие размеры венчика в гермафродитных и мужских цветах служат для защиты пыльцы от дождя. Так, например, в роде Thymus редуцированные пыльники у женской формы защищены лучше, чем хорошо развитые пыльники у гермафродитной формы.

ГЛАВА VIII

КЛЕЙСТОГАМНЫЕ ЦВЕТЫ

Общий характер клейстогамных цветов.— Список родов, имеющих такие цветы, и их распределение в системе растений.— Viola, описание клейстогамных цветов у различных видов, их плодовитость в сравнении с плодовитостью нормальных цветов.— *Oxalis acetosella*.— *O. sensitiva*, три формы клейстогамных цветов.— Vandellia.— Ononis.— Impatiens.— Drosera.— Разные наблюдения над другими клейстогамными растениями.— Анемофильные виды, приносящие клейстогамные цветы.— Leersia редко развивает нормальные цветы.— Краткий обзор и заключительные замечания о происхождении клейстогамных цветов.— Важнейшие выводы, которые можно извлечь из наблюдений приведенных в этом томе.

Еще до Линнея было известно, что некоторые растения приносят два рода цветов,—обыкновенные открытые и очень маленькие закрытые; этот факт некогда возбудил горячие споры о различии полов у растений. Д-р Кун * присвоил этим закрытым цветам подходящее название клейстогамных. Они отличаются своими малыми размерами и тем, что никогда не открываются, напоминая бутоны; их лепестки находятся в рудиментарном состоянии или совершенно отсутствуют; число их тычинок часто уменьшено, а пыльники очень незначительных размеров и содержат мало зерен пыльцы, которые обладают чрезвычайно тонкой прозрачной оболочкой и обычно выпускают свои трубочки, будучи еще заключенными в гнездах пыльника; наконец, размеры пестика сильно уменьшены, а рыльце в некоторых случаях вообще едва развито. Эти цветы не выделяют нектара и не испускают никакого аромата; благодаря своим малым размерам, а также рудиментарному венчику они очень мало бросаются в глаза. Вследствие этого насекомые не посещают их; но если бы они даже и посетили их, то не могли бы найти в них входа. Поэтому такие цветы неизменно самоопыляются, и тем не менее они приносят большое количество семян. Во многих случаях молодые коробочки зарываются в почву, где и созревают семена. Эти цветы развиваются до, после или одновременно с нормальными цветами. Их развитие, повидимому, в значительной степени зависит от условий, в которых находятся растения, потому что в некоторые годы и в некоторых местностях образуются одни только клейстогамные цветы или же одни только нормально развитые.

Д-р Кун в упомянутой выше работе дает список 44 родов, в состав которых входят виды, приносящие такого рода цветы. К этому списку я добавил несколько родов и в примечании отметил источники. Я опустил три названия по причинам, также указанным в примечании. Однако во многих случаях весьма нелегко решить, следует ли те или

* «Bot. Zeitung», 1867, S. 65.

иные цветы считать клейстогамными. Так, м-р Бентам сообщил мне, что на юге Франции некоторые цветы винограда не вполне раскрываются и тем не менее приносят плоды; я слышал также от двух опытных садоводов, что у винограда это же происходит и в наших теплицах; однако, так как цветы здесь не вполне закрыты, было бы неправильно считать их клейстогамными. Цветы некоторых водных и болотных растений, например, у *Ranunculus aquatilis*,[103] *Alisma natans*,[104] Subularia, Illecebrum, Menyanthes и Euryale,* остаются плотно закрытыми, пока находятся под водой, и в этом положении самоопыляются. Они ведут себя таким образом, очевидно, для предохранения своей пыльцы, но если их выставить на воздух, они приносят открытые цветы; таким образом, эти случаи несколько отличаются от истинно клейстогамных цветов и [поэтому] не включены в список. Цветы некоторых растений, появляющиеся очень рано или очень поздно по времени года, не распускаются надлежащим образом; и их, быть может, следует рассматривать как зачаточно-клейстогамные; но так как они не представляют каких-либо существенных особенностей, характерных для этого класса, и так как я не нашел полного описания этих случаев, то они не были включены в список. Если, однако, имеются достоверные доказательства того, что цветы на каком-либо растении у себя на родине не открываются ни на один час дня или ночи и все же приносят способные к прорастанию семена, их вполне можно рассматривать как клейстогамные, несмотря на то, что они не представляют никаких особенностей в своей структуре. Я приведу теперь список родов, содержащих клейстогамные виды, настолько полный, насколько мне удалось собрать [см. табл. 38, стр. 233].

Первое, что бросается в глаза при просмотре этого списка 55 родов, это их весьма широкое распространение в системе растений. Их больше в семействе Leguminosae, чем в каком-либо другом; затем следуют семейства Acanthaceae и Malpighiaceae. Большое число, но не все виды некоторых родов, как Oxalis и Viola, развивают клейстогамные цветы наряду с обыкновенными. Другой пункт, заслуживающий внимания, это то, что значительная часть родов приносит более или менее неправильные цветы; это имеет место приблизительно у 32 из 55 родов, но к этому предмету я еще вернусь.

Я произвел когда-то большое число наблюдений над клейстогамными цветами, но только немногие из них заслуживают опубликования после появления замечательной работы Гуго фон Моля,** исследование которого в некоторых отношениях было более полным, чем мое. Его работа содержит также интересную историю изучения этого предмета.

Viola canina. — Чашечка клейстогамных цветов ничем не отличается от чашечки совершенных цветов.[114] Лепестки редуцированы до пяти крошечных чешуек; нижний лепесток, представляющий нижнюю губу, значительно больше, чем остальные, но не имеет и следа шпорцевидного нектарника; его края гладки, тогда как края четырех других чешуевидных лепестков с сосочками. Д. Мюллер из Упсалы говорит, что в тех экземплярах, которые он наблюдал, лепестки совершенно

* Delpino, «Sull'Opera, la Distribuzione dei Sessi nelle Piante», etc., 1867, p. 30. Однако у Subularia иногда цветы совершенно распускаются под водой, см. Sir J. E. Smit, «Englisch Flora», vol. III, 1825, p. 157. Об образе жизни Menyanthes в России см. Gillibert в «Acta Acad. St. Petersb.», 1777, part II, p. 45.— Об Euryale см. «Gardener's Chronicle», 1847, p. 280.

** «Bot. Zeitung». 1863. S. 309—328.

Таблица 38

*Список родов, содержащих клейстогамные виды (главным образом, по Куну)**

Двудольные	*Двудольные*
Eritrichium (Boragineae)	Polygala (Polygaleae)
Cuscuta (Convolvulaceae) [105]	Impatiens (Balsamineae) [109]
Scrophularia (Scrophularineae) [106]	Oxalis (Geraniaceae)
Linaria	Ononis (Leguminosae)
Vandellia	Parochaetus
Cryphiacanthus (Acanthaceae)	Chapmannia
Eranthemum »	Stylosanthus
Daedalacanthus	Lespedeza »
Dipteracanthus	Vicia »
Aechmanthera	Lathyrus
Ruellia	Martinsia, или }
Lamium (Labiatae)	Neurocarpum }
Salvia »	Amphicarpaea
Oxybaphus (Nyctagineae) [107]	Glycine
Nyctaginia »	Galactia
Stapelia (Asclepiadae)	Voandzeia »
Specularia (Campanulaceae)	Drosera (Droseraceae)
Campanula »	
Hottonia (Primulaceae)	*Однодольные*
Anandria (Compositae)	Juncus (Junceae) [110]
Heterocarpaea (Cruciferae)	Leersia (Gramineae)
Viola (Violaceae)	Hordeum »
Helianthemum (Cistineae) [108]	Cryptostachys »
Lechea	Commelina (Commelineae) [111]
Pavonia (Malvaceae)	Monochoria (Pontederiaceae)
Gaudichaudia (Malpighiaceae)	Schomburgkia (Orchidae)
Aspicarpa »	Cattleya
Camarea	Epidendron
Janusia »	Thelymitra »

* Я исключил из списка Trifolium и Arachis, [112] поскольку фон Моль указывает («Bot. Zeitung», 1863, S. 312) на то, что цветоножки просто втягивают цветы под землю и что последние, повидимому, не являются действительно клейстогамными. Коррея де Мелло («Journal Linn. Soc. Bot.», vol. XI, 1870, p. 254) наблюдал экземпляры Arachis в Бразилии и никогда не мог обнаружить такие цветы. Plantago исключен потому, что, насколько я мог установить, он приносит гермафродитные и женские колосья, а не клейстогамные цветы.[113] Kraschenninikowia (или Stellaria) опущена потому, что на основании описания Максимовича кажется весьма сомнительным, относить ли к клейстогамным нижние цветы, лишенные лепестков или имеющие очень маленькие лепестки и обладающие бесплодными тычинками или совсем лишенные таковых; верхние гермафродитные цветы, как указывают, никогда не приносят плодов и поэтому, вероятно, функционируют как мужские. Кроме того, у *Stellaria graminea*, как замечает Бабингтон («British Botany», 1851, p. 51), «более короткие и более длинные лепестки сопутствуют недоразвитости тычинок или зародыша».

Я добавил к списку следующие растения: некоторые Acanthaceae, о которых см. Дж. Скотт в «Journal of Bot.» (London), new series, vol. I, 1872, p. 161. Относительно Salvia см. д-р Ашерзон в «Bot. Zeitung», 1871, S. 555. По поводу Oxybaphus и Nyctaginia см. Аза Грей в «American Naturalist», Nov. 1873, p. 692. Из описания д-ра Торрея *Hottonia inflata* («Bull. of Torrey Botan. Club», vol. II, June 1871) следует, что это растение дает настоящие клейстогамные цветы. О Pavonia см. Буше в «Sitzungsberichte d. Gesellsch. Natur. Freunde», Oct. 20. 1874, S. 90. Я прибавил

исчезли.* Тычинки очень малы и только две нижние снабжены пыльниками, которые не связаны вместе, как в совершенных цветах. Пыльники крошечные, с двумя гнездами, или камерами, четко обособленными; в них содержится очень мало пыльцы по сравнению с пыльниками совершенных цветов. Связник расширен в перепончатый, похожий на колпачок, щиток, который выдается над гнездами пыльников. Эти две нижние тычинки не имеют и следа тех любопытных придатков, которые выделяют нектар в совершенных цветах. Три другие тычинки лишены пыльников и имеют более широкие нити, которые оканчиваются перепончатыми расширениями, более плоскими или не так похожими на колпачок, как у двух тычинок, имеющих пыльники. Зерна пыльцы имеют удивительно тонкие прозрачные оболочки; выставленные на воздух, они быстро сморщиваются; положенные в воду, они набухают и достигают тогда $^{8}/_{7000}$ — $^{10}/_{7000}$ дюйма в диаметре; таким образом, они имеют меньшую величину, чем обычные зерна пыльцы, имеющие при таких же условиях диаметр в $^{13}/_{7000}$ — $^{14}/_{7000}$ дюйма. Насколько я мог заметить, в клейстогамных цветах зерна пыльцы сами собой никогда не выпадают из гнезд пыльника, но выпускают свои трубочки через пору на верхнем конце. Я был в состоянии проследить пыльцевые трубки от зерен пыльцы на некоторое расстояние вниз к рыльцу. Пестик очень короткий с крючковатым столбиком, конец которого, несколько расширенный или имеющий форму воронки и представляющий собою рыльце, направлен вниз и снабжен двумя перепончатыми выростами тычинок, несущих пыльники. Замечательно, что здесь имеется открытый проход из расширенного воронкообразного окончания [столбика] внутрь завязи; это было очевидно, так как легкое давление заставляет пузырек воздуха, случайно попавший туда, свободно путешествовать от одного конца до другого; такой же проход заметил Мишале у *V. alba*. Таким образом, пестик значительно отличается от пестика совершенного цветка, потому что у последнего он гораздо длиннее и он прямой, за исключением согнутого под прямым углом рыльца; кроме того, он не продырявлен открытым проходом.

Обыкновенные, или совершенные, цветы, как указывают некоторые авторы, никогда не образуют коробочек; но это является заблуждением; правда, образует коробочки лишь небольшая часть их. Повидимому, это зависит в некоторых случаях от того, что их пыльники не содержат даже и следа пыльцы, но обычно — от того, что пчелы не посещают такие цветы. Я дважды закрывал сеткой группу цветов и отметил нитками двенадцать из них, которые еще не распустились. Эта предосторожность необходима, так как хотя, как общее правило, совершенные цветы появляются значительно раньше клейстогамных, все-таки иногда некоторые из последних появляются в начале вегетационного периода

Thelymitra, так как из описания, данного м-ром Фицджеральдом в его великолепной работе об «Australian Orchids», следует, что цветы этого растения у себя на родине никогда не открываются, но они, видимо, не уменьшены в размерах. То же самое относится к цветам некоторых видов Epidendron, Cattleya и т. д. (см. второе издание моего сочинения «Fertilisation of Orchids», p. 147 [см. наст. изд., том VI, гл. V]), у которых цветы, не распускаясь, производят коробочки. Сомнительно поэтому, следует ли эти орхидеи включать в список. Из того, что говорит Дюваль-Жув относительно Cryptostachys в «Bull. Soc. Bot. de France», t. X, 1863, p.195, [следует, что] это растение, повидимому, приносит клейстогамные цветы. Другие добавления к списку сделаны мною в тексте.

* «Bot. Zeitung», 1857, S. 730. Эта статья содержит первый полный и удовлетворительный обзор [вопроса] о клейстогамных цветах.

и их коробочки легко могут быть ошибочно приняты за коробочки, образованные совершенными цветами. Ни один из двенадцати отмеченных совершенных цветов не принес ни одной коробочки, тогда как другие, находившиеся под сеткой и искусственно опыленные, образовали пять коробочек; в этих коробочках содержалось точно такое же среднее число семян, как и в некоторых коробочках, образованных цветами вне сетки, которые были опылены пчелами. Я неоднократно видел *Bombus hortorum, lapidarius* и еще третий вид [шмелей], так же как и обыкновенных пчел, сосущими цветы этой фиалки; я отметил шесть цветов, которые таким образом посещались, и четыре из них образовали прекрасные коробочки; прочие два были съедены каким-то животным. Я следил в течение некоторого времени за *Bombus hortorum,* и каждый раз, когда он прилетал к цветку, находившемуся в неудобном положении для высасывания [его], он прогрызал дыру через шпорцевидный нектарник. Такие неудачно расположенные цветы совершенно не принесут семян, т. е. не оставят потомства, и растения, несущие их, будут, таким образом, обнаруживать тенденцию к тому, чтобы оказаться элиминированными путем естественного отбора.

Семена, принесенные клейстогамными и совершенными цветами, не отличаются друг от друга ни по внешности, ни по количеству. В двух случаях я опылил несколько совершенных цветов пыльцой других особей, а после этого отметил несколько клейстогамных цветов на тех же растениях; в результате оказалось, что 14 коробочек, принесенных совершенными цветами, содержали в среднем по 9,85 семени, а 17 коробочек от клейстогамных цветов по 9,64 семени, — разница несущественная. Замечательно, насколько значительно быстрее развиваются коробочки клейстогамных цветов, чем коробочки совершенных цветов; например, несколько совершенных цветов были перекрестно опылены 14 апреля 1863 г., а через месяц после этого (15 мая) восемь молодых клейстогамных цветов были отмечены нитками, и когда 3 июня были сравнены две группы полученных таким образом коробочек, то едва ли можно было обнаружить какую-либо разницу между ними в размерах.

Viola odorata (с белыми простыми цветами, культурная разновидность). — Лепестки представлены просто чешуйками, как и у последнего вида, но в отличие от него все пять тычинок снабжены уменьшенными пыльниками. Маленькие пучочки пыльцевых трубок можно было проследить от пяти пыльников к находящемуся на некотором расстоянии рыльцу. Коробочки, образованные этими цветами, самозарываются в землю, если она достаточно рыхлая, и там созревают.* Лекок говорит, что только у этих коробочек имеются эластичные клапаны, но я думаю, что это опечатка, потому что подобные клапаны, очевидно, были бы бесполезны для зарытых коробочек, но [они], как и у других видов Viola, должны служить для рассеивания семян тех коробочек, которые остаются на воздухе. Замечательно, что это растение, согласно Дельпино,** не дает клейстогамных цветов в одной из частей Лигурии, тогда как совершенные цветы там чрезвычайно плодовиты; с другой стороны, оно дает клейстогамные цветы около Турина. Стоит привести другой факт, как пример коррелятивного развития; я нашел на пурпурной

* Вошэ говорит («Hist. Phys. des Plantes d'Europe», t. III, 1844, p. 309), что *V. hirta* и *collina* также зарывают свои коробочки.—См. также Лекок, «Géograph. Bot.», t. V, 1856, p. 180.

** «Sull'Opera, la Distribuzione dei Sessi nelle Piante», etc., 1867, p. 30.

[фиолетовой] разновидности, — после того как она дала свои совершенные махровые цветы[115] и в то время как белая разновидность с простыми [не махровыми] цветами дала свои клейстогамные цветы, — многочисленные похожие на бутоны образования, которые по своему положению на растении несомненно имели характер клейстогамных цветов. Они состояли, поскольку можно было судить по разрезу их, из плотной массы крошечных чешуек, близко прилегающих одна к другой и очень похожих на миниатюрный кочан капусты. Я не мог обнаружить тычинок, а на месте завязи была маленькая центральная колонка. Махровость совершенных цветов распространилась таким образом и на клейстогамные, которые поэтому сделались совершенно стерильными.

Viola hirta. — Пять тычинок клейстогамных цветов снабжены, как и в предыдущем случае, маленькими пыльниками, из которых пыльцевые трубочки проходят к рыльцу. Лепестки далеко не так сильно редуцированы, как у *V. canina*, и короткий пестик не загнут крючком, а просто согнут под прямым углом. Из нескольких совершенных цветов, которые, как я видел, посещались шмелями и обыкновенными пчелами, было отмечено шесть, но дали они всего две коробочки; часть других была случайно повреждена. Таким образом, г. Монье, считая, что совершенные цветы всегда завядают и погибают, ошибался как в этом случае, так и в случае с *V. odorata*. Он утверждает, что цветоножки клейстогамных цветов изгибаются книзу и зарывают завязи в почву.* Я могу здесь добавить, что Фриц Мюллер, как я слышал от его брата, нашел на возвышенностях южной Бразилии вид фиалки с белыми цветами, имевший подземные клейстогамные цветы.

Viola nana.[116] — М-р Скотт прислал мне из Терая в Сиккиме семена этого индийского вида, из которых я вырастил много растений, а от них получил другие сеянцы, в течение нескольких последовательных поколений. Они ежегодно давали массу клейстогамных цветов в течение всего лета, но ни разу не дали ни одного совершенного цветка. В то время, когда м-р Скотт писал мне, его растения в Калькутте вели себя таким же образом, хотя его коллектор видел этот вид в цвету в его естественных условиях. Этот случай ценен, так как показывает, что мы не должны, как это иногда делали, заключать, будто вид не дает совершенных цветов в естественных условиях, если в культуре он развивает только клейстогамные цветы. Чашечка этих цветов состоит иногда всего только из трех чашелистиков; два [из них] действительно атрофируются, а не просто срастаются с другими; это наблюдалось у пяти из тридцати цветов, исследованных с этой целью. Лепестки были представлены чрезвычайно маленькими чешуйками. Из тычинок две имели пыльники, находившиеся в таком же состоянии, как и у предыдущих видов, но, поскольку я могу судить, каждая из двух камер содержала только от 20 до 25 нежных прозрачных зерен пыльцы. Последние выпускали обычным образом свои трубочки. Три другие тычинки имели очень маленькие рудиментарные пыльники, из которых один был обычно больше, чем два других, но ни один их них не содержал пыльцы. В одном случае, однако, единственное гнездо более крупного рудиментарного пыльника содержало в себе немного пыльцы. Столбик представляет собою короткую сплюснутую трубочку, несколько расширенную

* Эти данные заимствованы из прекрасной статьи профессора Оливера в «Nat. Hist. Review», July 1862, p. 238. Относительно предполагаемой стерильности совершенных цветов, принадлежащих к этому роду, см. также Тимбал-Лаграв в «Bot. Zeitung». 1854. S. 772.

на верхнем конце; она образует открытый канал, ведущий в завязь, как описано у *V. canina*. Он слегка согнут по направлению к двум способным к опылению [fertile] пыльникам.

Viola Roxburghiana.[117]— Этот вид принес в моей теплице в течение двух лет множество клейстогамных цветов, которые во всех отношениях походили на цветы предыдущего вида; но ни один совершенный цветок не образовался. М-р Скотт сообщил мне, что в Индии этот вид приносит совершенные цветы только во время холодного сезона и что эти цветы вполне плодовиты. В течение жаркого и, особенно, в течение дождливого времени года этот вид приносит массу клейстогамных цветов.

Многие другие виды, кроме пяти описанных сейчас, приносят клейстогамные цветы; согласно Д. Мюллеру, Мишале, фон Молю и Герману Мюллеру, это имеет место у *V. elatior. lancifolia,*[118] *sylvatica,*[119] *palustris, mirabilis, bicolor,*[120] *ionodium*[121] и *biflora*. Но *V. tricolor* не образует их.

Мишале утверждает, что *V. palustris* вблизи Парижа приносит только совершенные цветы, которые вполне плодовиты, но, когда это растение растет в горах, оно развивает клейстогамные цветы; то же происходит и у *V. biflora*. Тот же автор утверждает, что он видел у *V. alba* цветы, промежуточные по структуре между совершенными и клейстогамными. Согласно г. Буадювалю, один итальянский вид, *V. Ruppii*, никогда не приносит во Франции «des fleurs bien apparentes, ce qui ne l'empêche pas de fructifier» [хорошо заметных цветов, что не мешает ему плодоносить].

Интересно наблюдать постепенность в исчезновении частей у клейстогамных цветов некоторых из вышеупомянутых видов. Судя по данным Д. Мюллера и фон Моля, у *V. mirabilis* чашечка не остается совершенно закрытой; все пять тычинок снабжены пыльниками, и часть зерен пыльцы, вероятно, выпадает из гнезд на рыльце, вместо того чтобы высовывать свои трубочки, пока они еще закрыты, как это имеет место у других видов [Viola]. У *V. hirta* все пять тычинок также имеют пыльники; лепестки не так сильно редуцированы, а пестик не так сильно изменен, как у нижеследующих видов. У *V. nana* и *elatior* собственно только две тычинки несут пыльники, но иногда одна или даже две другие также бывают снабжены ими. Наконец, у *V. canina*, насколько мне приходилось видеть, никогда не бывает больше двух тычинок с пыльниками; лепестки гораздо более редуцированы, чем у *V. hirta* и, согласно Д. Мюллеру, иногда совсем отсутствуют.

Oxalis acetosella. — Существование клейстогамных цветов у этого растения было открыто Мишале.* Они подробно описаны фон Молем, и я едва ли могу что-нибудь прибавить к его описанию. У моих экземпляров пыльники пяти более длинных тычинок были расположены почти на уровне рыльца, тогда как более мелкие и менее отчетливо разделенные на две доли пыльники пяти более коротких тычинок стояли значительно ниже рыльца, так что их трубочкам приходилось проделать некоторый путь вверх. Согласно Мишале, эти пыльники иногда совершенно исчезали. В одном случае я видел, как трубочки, которые кончались чрезвычайно тонкими остриями, вытягивались вверх из более низко расположенных пыльников по направлению к рыльцам, которых они еще не достигли. Мои растения росли в горшках, и долго после того,

* «Bull. Soc. Bot. de France», t. VII, 1860, p 465.

как завяли совершенные цветы, они принесли не только клейстогамные, но и несколько маленьких открытых цветов, которые занимали промежуточное положение между двумя типами цветов. В одном их них пыльцевые трубки из более низко расположенных пыльников достигли рыльца, хотя цветок был открыт. Цветоножки клейстогамных цветов были много короче, чем цветоножки совершенных цветов, и так сильно загнулись вниз, что, согласно фон Молю, как бы стремились зарыться в мох и сухие листья на земле. Мишале указывает также, что они часто бывают подземными. Для того чтобы установить число семян, принесенных этими цветами, я отметил восемь из них; два погибли, один выбросил свои семена наружу, а пять остальных содержали в среднем по 10,0 семян на коробочку. Это несколько больше 9,2 — среднего количества, которое принесли одиннадцать коробочек совершенных цветов, опыленных своей собственной пыльцой, и значительно больше среднего количества 7,9 из коробочек совершенных цветов, опыленных пыльцой с другого растения; но последний результат, я думаю, был случайным.

Гильдебранд, изучив различные гербарии, заметил, что кроме *O. acetosella* многие другие виды Oxalis дают клейстогамные цветы;* кроме того, я слышал от него, что это имеет место у гетеростильной триморфной *O. incarnata* с мыса Доброй Надежды.

Oxalis (*Biophytum*) *sensitiva*. — Это растение выделяется многими ботаниками в особый род, а Бентам и Гукер считают его подродом. Многие из ранних цветов на среднестолбчатом растении в моей теплице как следует не раскрылись и занимали промежуточное положение между клейстогамными и совершенными цветами. Их лепестки варьируют от совершенно рудиментарного состояния до приблизительно половины нормальной величины; тем не менее они образуют коробочки. Я приписал их состояние неблагоприятным условиям, потому что позднее появились вполне распустившиеся цветы надлежащей величины. Но после этого м-р Твайтс прислал мне с Цейлона некоторое количество длинностолбчатых, среднестолбчатых и короткостолбчатых цветочных стрелок, законсервированных в спирту; и на одних и тех же стрелках с совершенными цветами, из числа которых несколько полностью распустились, а другие были еще в бутонах, находились маленькие, похожие на бутоны образования, содержавшие зрелую пыльцу, но чашечки их были закрыты. Эти клейстогамные цветы не очень отличаются по своей структуре от совершенных цветов соответствующей формы, за исключением того, что их лепестки редуцированы до чрезвычайно мелких, едва видимых чешуек, плотно прилегающих к округлым основаниям более коротких тычинок. Их рыльца имеют значительно меньше сосочков и [сами они] меньше по величине, чем рыльца совершенных цветов, примерно в отношении 13 к 20 делениям микрометра, при поперечном измерении от кончика до кончика.[122] Столбики продольно бороздчаты и покрыты простыми и железистыми волосками, — однако только у клейстогамных цветов, образованных длинностолбчатой и среднестолбчатой формами. Пыльники более длинных тычинок несколько меньше, чем пыльники соответствующих тычинок совершенных цветов, примерно в отношении 11 к 14. Они раскрываются надлежащим образом, но, повидимому, содержат не много пыльцы. Много зерен пыльцы было прикреплено короткими трубочками к рыльцам; но много других, все еще связанных с пыльниками, выпустили свои трубочки на значи-

* «Monatsbericht der Akad. der Wiss. zu Berlin». 1866, p. 369.

тельную длину, не приходя в соприкосновение с рыльцами. Необходимо исследовать живые растения, так как рыльца, по крайней мере у длинностолбчатой формы, выдаются из чашечки и при посещении насекомыми (что, однако, очень мало вероятно) могут быть опылены пыльцой совершенного цветка. Наиболее своеобразным у рассматриваемого вида является то, что длинностолбчатые клейстогамные цветы образуются на длинностолбчатых растениях, а среднестолбчатые, равно как и короткостолбчатые клейстогамные цветы — на двух других формах, так что у одного этого вида имеется три типа клейстогамных и три типа совершенных цветов! Большинство гетеростильных видов Oxalis более или менее стерильны, многие абсолютно стерильны при иллегитимном опылении пыльцой своей собственной формы. Поэтому возможно, что пыльца клейстогамных цветов настолько модифицировалась в своей силе, что оказалась способной воздействовать на свои собственные рыльца, [о чем можно судить по] обилию семян, приносимых клейстогамными цветами. Наличие трех форм у клейстогамных цветов мы можем, быть может, объяснить принципом коррелятивного роста, благодаря которому клейстогамные цветы махровой фиалки сделались махровыми.

Vandellia nummularifolia.— Д-р Кун собрал * все сведения, касающиеся клейстогамных цветов этого рода, и описал по гербарным экземплярам клейстогамные цветы одного абиссинского вида. М-р Скотт прислал мне из Калькутты семена вышеназванного обычного индийского сорняка, из которых в течение нескольких лет было успешно выращено много экземпляров. Клейстогамные цветы очень мелки; вполне развитые, они едва достигают $^1/_{20}$ дюйма (1,27 мм) в длину. Чашечка не раскрывается, и внутри нее остается нежный прозрачный венчик, плотно охватывающий завязь. Пыльников только два, вместо нормального числа — четырех, и их нити прирастают к венчику. Гнезда пыльников сильно расходятся на нижних концах и имеют только $^5/_{700}$ дюйма (0,181 мм) в своем наибольшем диаметре. Они содержат только немного зерен пыльцы, которые развивают свои трубочки, находясь еще внутри пыльников. Пестик очень короткий и увенчан сверху двухлопастным рыльцем. Когда завязь растет, оба пыльника вместе с сморщившимся венчиком, прикрепленные высохшими пыльцевыми трубочками к рыльцу, обрываются и отодвигаются кверху в виде маленького колпачка. Совершенные цветы обычно появляются раньше клейстогамных, но иногда и одновременно с ними. В один из годов большое количество растений не принесло совершенных цветов. Утверждали, что последние никогда не дают коробочек, но это ошибка, так как они образуют коробочки, даже при исключении насекомых. Пятнадцать коробочек, [образованных] клейстогамными цветами с растений, выросших в благоприятных условиях, содержали в среднем по 64,2 семени, с максимумом в 87, между тем как 20 коробочек с растений, росших более скученно, дали в среднем лишь по 48 [семян]. Шестнадцать коробочек, [образованных] совершенными цветами, искусственно перекрестно опыленными пыльцой другого растения, содержали в среднем по 93 семени, с максимумом в 137. Тридцать коробочек, [образованных] самоопыленными совершенными цветами, дали в среднем по 62 семени, с максимумом в 135. Таким образом, коробочки клейстогамных цветов содержали меньше семян, чем коробочки совершенных цветов, пере-

* «Bot. Zeitung». 1867. S. 65.

крестно опыленных, и немногим больше, чем коробочки совершенных цветов, самоопыленных.

Д-р Кун полагает, что абиссинская *V. sessiflora*[123] не отличается видовыми признаками от предшествующего вида. Но ее клейстогамные цветы имеют, повидимому, четыре пыльника вместо двух, как описано выше. Кроме того, *V. sessiflora* выпускает подземные побеги, которые приносят коробочки, а я никогда не видел и следа таких побегов у *V. nummularifolia*, хотя культивировал много растений [этого вида].

Linaria spuria.— Мишале указывает, * что из почек в пазухах нижних листьев развиваются короткие, тонкие, закрученные побеги, самозарывающиеся в землю. Там они развивают цветы, не представляющие каких-либо особенностей в структуре, за исключением того, что их венчики хотя и окрашены нормально, но деформированы. Эти цветы, быть может, надо рассматривать как клейстогамные, так как они развиваются под землей, а не просто проникают туда.

Ononis columnae.— Растения были выращены из семян, присланных мне из Северной Италии. Чашелистики клейстогамных цветов продолговатые и плотно прижаты друг к другу; лепестки [венчика] сильно редуцированы по своим размерам, бесцветны и собраны в складки над внутренними органами. Нити десяти тычинок соединены в трубочку, но, согласно фон Молю, это не имеет места у клейстогамных цветов других Leguminosae. Пять тычинок лишены пыльников и чередуются с пятью тычинками, снабженными ими. Два крошечных гнезда пыльников закруглены и отделены одно от другого связником; они содержат небольшое количество зерен пыльцы, обладающих чрезвычайно нежными оболочками. Пестик крючкообразной формы, с отчетливо расширенным рыльцем, которое закручено вниз, по направлению к пыльникам; поэтому такой пестик сильно отличается от пестика совершенных цветов. В течение 1867 г. совершенные цветы не образовались, но на следующий год появились как совершенные, так и клейстогамные цветы.

Ononis minutissima.— Мои растения образовали как совершенные, так и клейстогамные цветы, но я не исследовал последних. Некоторые из первых были перекрестно опылены пыльцой другого растения, и образовавшиеся из них шесть коробочек[124] дали в среднем по 3,66 семени, с максимумом в 5 [семян] в одной из них. Двенадцать совершенных цветов были отмечены и оставлены под сеткой самопроизвольно самоопыляться; они образовали восемь коробочек, содержавших в среднем по 2,38 семени, с максимумом в 3 [семени] в одной из коробочек. Пятьдесят три коробочки, образованные клейстогамными цветами, содержали в среднем по 4,1 семени, и таким образом они оказались наиболее продуктивными из всех, и сами семена выглядели даже лучше, чем семена перекрестно опыленных совершенных цветов. По м-ру Бентаму, *O. parviflora* также образует клейстогамные цветы; он сообщил мне, что эти цветы образуются у всех трех видов ранней весной, тогда как совершенные цветы появляются позднее и, следовательно, в обратном порядке по сравнению с цветами Viola и Oxalis. Некоторые виды, например *Ononis columnae*, приносят новую серию клейстогамных цветов осенью.

Lathyrus nissolia, повидимому, представляет собою случай первой стадии образования клейстогамных цветов, потому что на растениях,

* «Bull. Soc. Bot. de France». t. VII. 1860, p. 468.

растущих в естественных условиях, многие цветы никогда не распускаются и все-таки образуют прекрасные бобы. Некоторые из бутонов были настолько крупны, что казались распустившимися; другие были значительно меньше, но ни один из них не был столь малых размеров, как настоящие клейстогамные цветы предшествующих видов. Так как я отметил эти бутоны ниткой и наблюдал их ежедневно, я не мог ошибиться в том, что они дали плоды, не распускаясь.

Некоторые другие роды бобовых образуют клейстогамные цветы, как это можно видеть из приведенного выше списка, но, повидимому, о них мало что известно. Фон Моль отмечает, что обычно их лепестки рудиментарны, что только немногие из их пыльников развиты, что их нити не срастаются в трубочку, а пестики их крючкообразной формы. У трех родов, а именно у Vicia, Amphicarpaea и Voandzeia клейстогамные цветы образуются на подземных побегах. Совершенные цветы Voandzeia, которая является культурным растением, как говорят, никогда не дают плодов, * [125] но мы должны помнить, как часто культура вредно отражается на плодовитости.

Impatiens fulva. [126] — М-р А. У. Беннет опубликовал прекрасное, снабженное рисунками описание этого растения. ** Он показал, что клейстогамные цветы и цветы совершенные различаются по структуре уже на очень ранней стадии роста, так что существование первых не может быть обязано только задержке в развитии последних,— вывод, который действительно вытекает из большинства предыдущих описаний. М-р Беннет обнаружил также, что на берегах Уэя [число] растений, которые приносят одни только клейстогамные цветы, относится к [числу] растений, имеющих совершенные цветы, как 20 к 1; но мы должны помнить, что это натурализованный вид. Совершенные цветы в Англии обычно бесплодны, но проф. Аза Грей пишет мне, что во второй половине лета в Соединенных Штатах некоторые или многие из них образовали коробочки.

Impatiens noli-me-tangere. [127] — Я не могу добавить ничего существенного к описанию фон Моля, за исключением того, что на одном из рудиментарных лепестков заметны следы нектарника; то же нашел м-р Беннет у *I. fulva.* Так же, как и у этого последнего вида, все пять тычинок дают пыльцу, хотя и в незначительном количестве; один пыльник заключает в себе, согласно фон Молю, не больше 50 зерен, которые высовывают свои трубочки, находясь еще внутри пыльника. Зерна пыльцы совершенных цветов связаны вместе нитями, но насколько я мог заметить, этого не наблюдалось у клейстогамных цветов; однако подобного рода приспособления были бы здесь бесполезны, так как [в данном случае] зерна пыльцы никогда не могут быть перенесены насекомыми. Цветы *I. balsamina* посещались шмелями, *** и я почти уверен, что это имеет место и у совершенных цветов *I. noli-me-tangere.* Из совершенных цветов последнего вида, покрытых сеткой, образовалось одиннадцать спонтанно самоопыленных коробочек, которые принесли в среднем по 3,45 семени. Некоторые совершенные цветы, пыльники которых содержали еще обильную пыльцу, были опылены пыльцой другого растения; образовавшиеся таким путем три коробочки содер-

* Корреа де Мелло («Journal Linn. Soc. Bot.», vol. XI, 1870, p. 254) уделил особенное внимание цветению и плодоношению этого африканского растения, культивируемого иногда в Бразилии.

** «Journal Linn. Soc. Bot.», vol. XIII, 1872, p. 147.

*** H. Müller, «Die Befruchtung», etc., S. 170.

жали, к моему удивлению, только 2,2 и 1 семя. Так как *I. balsamina* протерандрична, то таким же, вероятно, является и рассматриваемый вид, и если это так, то перекрестное опыление было осуществлено мною в слишком ранний период, и этим можно объяснить, что коробочки принесли так мало семян.

Drosera rotundifolia.— Первые цветочные стрелки, которые были выгнаны некоторыми растениями в моей теплице, дали только клейстогамные цветы. Маленькие лепестки венчика все время оставались закрытыми над органами размножения, но их белые кончики можно было все же видеть между почти совершенно закрытыми чашелистиками. Пыльца, которая была в незначительном количестве, однако не в столь незначительном, как у Viola или Oxalis, оставалась заключенной в пыльниках, откуда пыльцевые трубочки высовывались и проникали в рыльце. Как только завязь набухла, маленький засохший венчик был отодвинут вверх в виде колпачка. Эти клейстогамные цветы образовали множество семян. Позже появились совершенные цветы. У растений в естественных условиях цветы открываются только рано утром, как мне сообщил м-р Уоллис, специально исследовавший время их цветения. В моей теплице на некоторых экземплярах *D. Anglica* сложенные еще лепестки открывались как раз настолько, чтобы оставить небольшое отверстие; пыльники раскрывались надлежащим образом, но зерна пыльцы прилипали к ним массами и оттуда выпускали свои трубочки, которые проникали в рыльца. Следовательно, эти цветы находились в промежуточном состоянии, и их нельзя назвать ни совершенными, ни клейстогамными.

Можно добавить еще небольшое число разного рода наблюдений над некоторыми другими видами, проливающих свет на этот вопрос. М-р Скотт констатирует, * что *Eranthemum ambiguum*[128] приносит три типа цветов: большие, заметные, открытые цветы, которые совершенно стерильны; среднего размера, открытые и умеренно плодовитые; и, наконец, маленькие закрытые, или клейстогамные, цветы, которые вполне плодовиты. *Ruellia tuberosa,* также принадлежащая к Acanthaceae, образует как открытые, так и клейстогамные цветы; последние приносят от 18 до 24, тогда как первые только от 8 до 10 семян; оба эти типа цветов образуются одновременно, в то время как у многих других членов этого семейства клейстогамные цветы появляются только в течение жаркого времени года. Согласно Торрею и Грею, североамериканские виды Helianthemum, растущие на тощей почве, образуют только клейстогамные цветы. Клейстогамные цветы *Specularia perfoliata* в высшей степени замечательны в том отношении, что они закрыты перепонкой, образованной рудиментарным венчиком и не имеющей ни малейшего следа какого-либо отверстия. Тычинки варьируют в числе от 3 до 5, так же как и чашелистики.** Собирающие волоски на пестике, которые играют такую важную роль в опылении совершенных цветов, здесь отсутствуют. Сэр Дж. Гукер и д-р Томсон констатируют, *** что некоторые индийские виды Campanula образуют два типа цветов;

* «Journal of Botany», London, new. series, vol. I, 1872, pp. 161—164.

** Von Mohl, «Bot. Zeitung», 1863, 314, 323. Д-р Бромфильд («Phytologist», vol. III, p. 530) также замечает, что чашечка клейстогамных цветов обычно только трехраздельная, тогда как чашечка совершенного цветка большей частью пятираздельная.

*** «Journal Linn. Soc.», vol. II, 1857, p. 7. См. также статью профессора Оливера в «Nat. Hist. Review», 1862, p. 240.

более мелкие из них сидят на более длинных цветоножках, имеют различной формы чашелистики и образуют более шарообразную завязь. Цветы прикрыты перепонкой, как у Specularia. Некоторые из растений образуют два типа цветов, другие только один тип; те и другие приносят массу семян. Профессор Оливер добавляет, что он видел цветы *Campanula colorata*, занимающие промежуточное место между клейстогамными и совершенными цветами.

Одиночные, почти сидячие клейстогамные цветы *Monochoria vaginalis* защищены иначе, чем цветы вышеуказанных растений, а именно [они находятся] «в коротком мешке, образованном перепончатым влагалищем без какого-либо отверстия или щели». Тут имеется только одна плодущая тычинка; столбик почти атрофирован, рыльце тремя поверхностями направлено в одну сторону. Как совершенные, так и клейстогамные цветы, дают семена.*

Клейстогамные цветы некоторых Malpighiaceae, повидимому, более глубоко изменились, чем у какого-либо другого из вышеописанных родов. Согласно А. де Жюсье, ** они иначе расположены, чем совершенные цветы; они имеют только одну единственную тычинку вместо 5 или 6; странно, что эта особенная тычинка не развивается в совершенных цветах того же вида. Столбик отсутствует или рудиментарен; завязей только две вместо трех. Таким образом, эти деградированные цветы, как замечает Жюсье, «издеваются над нашими классификациями, потому что большее число характерных черт, свойственных виду, роду, семейству, классу, исчезает». Чашечки совершенных цветов усеяны железками, и отсутствие последних на клейстогамных цветах может быть, вероятно, объяснено наблюдением Фрица Мюллера, который сообщил мне, что у одного вида, *Bunchosia Gaudichaudiana*, [129] опыление которого он часто наблюдал, совершенные цветы регулярно посещались пчелами, принадлежащими к родам Tetrapedia и Epicharis. Эти пчелы садятся на цветы и прогрызают железки с наружной стороны чашечки; при этом нижняя сторона их тельца покрывается пыльцой, которой потом опыляются другие цветы. Такие посещения для клейстогамных цветов были бы бесполезны.

Так как относящийся к Asclepiadaceae род Stapelia, как говорят, образует клейстогамные цветы, то, может быть, стоит привести следующий факт. Я никогда не слышал, чтобы совершенные цветы *Hoya carnosa*[130] давали у нас семена, но в теплице у м-ра Фаррера образовалось несколько коробочек; садовник обнаружил, что они явились продуктом крошечных, похожих на бутоны образований; три-четыре таких образования иногда можно было найти в одном зонтике с совершенными цветами. Они были совершенно закрыты и едва ли толще, чем их цветоножки. Чашелистики не представляли ничего особенного, но внутри, чередуясь с ними, находились пять маленьких сплющенных сердцевидных сосочков, похожих на рудименты лепестков; однако гомология эта кажется сомнительной м-ру Бентаму и д-ру Гукеру. Никаких следов пыльников или тычинок не удалось обнаружить; однако благодаря исследованию большого количества клейстогамных цветов я уже знал, чего здесь следует ожидать. В них были две завязи, полные семяпочек, совершенно открытые на верхних концах, с фестончатыми краями, но без всякого следа настоящего рыльца. Во всех этих цветах

* Dr. Kirk, «Journ. Linn. Soc.», vol. VIII, 1864, p. 147.
** «Archives du Muséum», t. III, 1843, pp. 35—38, 82—86, 589, 598.

одна из двух завязей увядала и чернела задолго до другой. Одна нормальная коробочка, в $3^1/_2$ дюйма длиной, присланная мне, развилась подобным же образом из одного единственного плодолистика. Эта коробочка содержала множество семян с хохолками, из которых многие казались совершенно здоровыми; однако, посеянные в Кью, они не проросли. Таким образом, маленький бутонообразный цветок, который образовал эту коробочку, вероятно так же был лишен пыльцы, как и те цветы, которые я исследовал.

Juncus bufonius и *Hordeum.*— Все упомянутые до сих пор виды, образующие клейстогамные цветы, энтомофильны; между тем, Juncus и семь родов Gramineae анемофильны. *Juncus bufonius* замечателен * тем, что в некоторых частях России образует только клейстогамные цветы, имеющие три пыльника вместо шести, характерных для совершенных цветов. В роде Hordeum, как было указано Дельпино, ** большая часть цветов клейстогамна, но некоторые цветы раскрываются, делая, повидимому, возможным перекрестное опыление. Я слышал от Фрица Мюллера, что в южной Бразилии растет злак, у которого влагалище верхнего листа, в полметра длиной, охватывает всю метелку, и эта оболочка никогда не открывается до созревания самоопыленных семян. На краю дороги была срезана часть растений в момент развития на них клейстогамных метелок, и эти растения после того образовали свободные или незакрытые метелки небольших размеров с совершенными цветами.

Leersia oryzoides.— Уже давно было известно, что это растение образует клейстогамные цветы, но впервые они были тщательно описаны г. Дюваль-Жувом. *** Я раздобыл себе [экземпляры этого] растения из речки около Рейгета и несколько лет культивировал их в своей оранжерее. Клейстогамные цветы у них очень мелки, и семена их созревают обычно внутри листовых влагалищ. Эти цветы, по словам Дюваль-Жува, наполнены слегка клейковатой жидкостью, но во многих цветах, которые я вскрывал, этого не было заметно; в них была тоненькая пленка жидкости между чешуйками, и при нажиме на них жидкость передвигалась, производя своеобразное и обманчивое впечатление, будто вся внутренность цветка наполнена ею. Рыльце у них очень мало, а тычиночные нити чрезвычайно коротки; пыльники не достигают $^1/_{50}$ дюйма в длину, или около одной трети длины пыльников совершенных цветов. Один из трех пыльников раскрывается раньше двух других. Может ли это иметь какую-либо связь с тем фактом, что у некоторых видов Leersia развиваются полностью только две тычинки? **** Пыльники высыпают свою пыльцу на рыльце, — по крайней мере в одном случае это ясно имело место; разорвав пыльники под водой, легко можно было отделить зерна пыльцы. У верхушки пыльника зерна пыльцы были собраны в один ряд, а ниже в два или три ряда, так что их можно было сосчитать; их было около 35 в каждом гнезде, или 70 во всем пыльнике; это поразительно малое количество для анемофильного растения. Зерна пыльцы имеют очень нежный покров, сфе-

* См. интересную статью д-ра Ашерзона в «Bot. Zeitung», 1871, S. 551. Также 1872, S. 697.

** «Bollettini del Comizio agrario Parmense», Marzo e Aprile, 1871. Реферат этой ценной работы напечатан в «Bot. Zeitung», 1871, S. 537. См. также статью Гильдебранда о Hordeum в «Monatsbericht d. K. Akad. Berlin», Oct. 1872, S. 760.

*** «Bull. Bot. Soc. de France», t. X, 1863, p. 194.

**** Asa Gray, «Manual of Bot. of United States», 1856, p. 540.

рическую форму и достигают около $^5/_{7000}$ дюйма (0,0181 мм) в диаметре, тогда как зерна совершенных цветов имеют около $^7/_{7000}$ дюйма (0,0254 мм).

Г-н Дюваль-Жув утверждает, что метелки очень редко высовываются из своих влагалищ, но, если это случается, цветы распускаются и выставляют хорошо развитые завязи и рыльца вместе с пыльниками вполне нормальной величины, содержащими видимо здоровую пыльцу; тем не менее, такие цветы неизменно совершенно стерильны. Шрейбер еще раньше заметил, что если метелка высунется только наполовину, то эта половина является стерильной, в то время как скрытая еще половина плодовита. Несколько растений, росших в большой кадке с водой в моей оранжерее, в одном случае вели себя совершенно иначе. Они выгнали две очень большие, сильно разветвленные метелки; но колоски на них совершенно не открылись, хотя у них были хорошо разветвленные рыльца и тычинки, несшие на длинных нитях большие нормально раскрывающиеся пыльники. Если бы эти колоски открылись на короткое время, не замеченные мною, а затем снова закрылись, то пустые пыльники остались бы болтаться снаружи. Тем не менее, 17 августа они дали множество прекрасных зрелых семян. Здесь мы имеем, таким образом, случай, очень сходный с единственным до сих пор известным * относительно этого злака, который в естественных условиях (в Германии) образует совершенные цветы, приносящие обильное количество плодов. Семена клейстогамных цветов были посланы мною в Калькутту м-ру Скотту, который различными способами культивировал там эти растения, но они ни разу не дали совершенных цветов.

В Европе *Leersia oryzoides* является единственным представителем своего рода, и Дюваль-Жув, исследовав несколько экзотических видов, обнаружил, что она является, повидимому, также и единственным видом, дающим клейстогамные цветы. Она распространена от Персии до Северной Америки, и экземпляры из Пенсильвании похожи на европейские по своему скрытому плодоношению. Едва ли поэтому можно сомневаться в том, что это растение обычно распространяется на огромные пространства клейстогамными семенами и что вряд ли можно его усилить перекрестным опылением. В этом отношении она напоминает те растения, которые теперь широко распространились, хотя они размножаются только бесполым путем. **

Заключительные замечания о клейстогамных цветах. — Что эти цветы обязаны своей структурой прежде всего задержке в развитии совершенных цветов, мы можем заключить из случаев, подобных Viola, где нижний рудиментарный лепесток больше остальных аналогично нижней губе совершенного цветка, или из наличия остатка шпорцы в клейстогамных цветах Impatiens, или из того, что десять тычинок Ononis срослись в трубку, и из других такого рода структур. Тот же вывод может быть сделан на основании наличия во многих случаях ряда постепенных переходов между клейстогамными и совершенными цветами на одном и том же растении. Однако ни в коем случае нельзя считать, что возникновение клейстогамных цветов целиком вызвано задержкой в развитии [совершенных цветов], ибо различные части цветка модифицировались здесь специальным образом, чтобы способ-

* Dr. Ascherson, «Bot. Zeitung», 1864, S. 350.

** Я собрал несколько таких случаев в моей работе «Variation under Domestication», гл. XVIII 2nd edit., vol. II, p. 153 [см. наст. издание, том IV].

ствовать самоопылению и защите пыльцы; таковы, например, крючкообразный пестик у Viola и у некоторых других родов, благодаря чему рыльце тесно сближено со способными к опылению пыльниками; рудиментарный венчик у Specularia, превращенный в совершенно замкнутый барабан; чехол у Monochoria, модифицированный в замкнутый мешок; исключительно тонкие оболочки зерен пыльцы; неравномерная редукция пыльников, и другие подобные случаи. Кроме того, м-р Беннет показал, что бутоны клейстогамных и совершенных цветов Impatiens различаются уже на очень ранней стадии их развития.

Степень редуцированности многих из важнейших органов этих деградированных цветов, вплоть до полного их исчезновения, является одной из их замечательных особенностей, напоминая нам многих паразитических животных. В некоторых случаях остается лишь один единственный пыльник, содержащий только небольшое число пыльцевых зерен уменьшенных размеров; в других случаях исчезает рыльце, оставляя лишь простой открытый проход в завязь. Интересно также отметить полную утерю второстепенных деталей в структуре и функциях определенных частей цветка, которые, являясь полезными в совершенных цветах, не играют никакой роли в клейстогамных, как, например, собирательные волоски на пестике Specularia, железы на чашечке у Malpighiaceae, выделяющие нектар придатки на нижних тычинках Viola, выделение нектара другими частями, распространение душистого запаха, и, повидимому, эластичность створок зарывшихся в землю коробочек *Viola odorata*. Мы видим здесь, как и всюду в природе, что поскольку какой-либо орган или свойство становятся излишними, они проявляют тенденцию к более или менее быстрому исчезновению.

Другой особенностью этих цветов является то, что зерна пыльцы обычно выпускают свои пыльцевые трубочки, большею частью находясь еще внутри пыльников; однако это не является столь удивительным фактом, как думали раньше, когда был известен лишь один только случай этого рода у Asclepias. * Удивительное зрелище представляют, однако, пыльцевые трубки, самостоятельно протягивающиеся по прямому направлению к рыльцу, когда последнее находится на небольшом расстоянии от пыльников. Как только они достигают рыльца или открытого прохода, ведущего в завязь, они без задержки проникают в нее, движимые теми же силами, — каковы бы они ни были, — как и у обычных цветов. Я предположил, что [причиной] их движения является уклонение от света; несколько зерен пыльцы одной ивы были поэтому погружены в очень жидкий раствор меда, причем сосуд был помещен так, чтобы свет падал только с одной стороны — сбоку, снизу или сверху; но во всех случаях длинные пыльцевые трубки простирались во всех возможных направлениях.

Поскольку клейстогамные цветы совершенно замкнуты, в них по необходимости имеет место самоопыление, не говоря об отсутствии каких-либо средств для привлечения насекомых; в этом отношении они существенно отличаются от огромного большинства обычных цве-

* Относительно Asclepias этот факт описан Р. Броуном. Байон утверждает («Adansonia», t. II, 1862, p. 58), что у многих растений пыльцевые трубки выпускаются зернами пыльцы, не пришедшими в соприкосновение с рыльцем, и что можно наблюдать, как они протягиваются к рыльцу в горизонтальном направлении по воздуху. Я наблюдал выпускание пыльцевых трубок из масс пыльцы, находящихся еще в пыльниках, у трех весьма различных родов орхидей, а именно у Aceras, Malaxis и Neottia; см. «The Various Contrivances by which Orchids are Fertillized», 2nd edit., p. 258 [см. наст. издание, том VI, глава IX].

тов. Дельпино полагает, * что клейстогамные цветы развились с целью обеспечить образование семян в таких климатических и прочих условиях, которые могут препятствовать опылению совершенных цветов. Я не сомневаюсь, что это в известной, но ограниченной степени правильно, однако образование большого количества семян с незначительной затратой питательных веществ или жизненной энергии является, вероятно, значительно более существенным фактором. Весь цветок сильно редуцирован по величине; однако значительно более важным является то, что [цветку] приходится образовывать крайне мало пыльцы, так как последняя не растрачивается благодаря деятельности насекомых или ветра, а пыльца содержит большое количество азота и фосфора. По оценке фон Моля, одна камера пыльника клейстогамного цветка *Oxalis acetosella* содержит от одной до двух дюжин зерен пыльцы; примем количество их равным 20, в таком случае весь цветок может образовать самое большее 400 зерен пыльцы; у Impatiens общее число зерен может быть аналогичным образом оценено в 250, у Leersia — в 210, а у *Viola nana* — всего лишь в 100. Эти цифры удивительно низки, если сравнить их с 243 600 зерен пыльцы, образуемых одним цветком Leontodon,[131] 4863 — у Hibiscus или 3 654 000 у пиона. ** Мы видим, таким образом, что клейстогамные цветы образуют семена с удивительно небольшой затратой пыльцы; и, как общее правило, они дают ровно столько же семян, как и совершенные цветы.

Что образование большого количества семян является для многих растений необходимым или благоприятным, не нуждается в доказательствах. Само собой разумеется, что то же относится и к сохранению семян до момента готовности их к прорастанию, а одной из многих замечательных особенностей растений с клейстогамными цветами является то обстоятельство, что у них неизмеримо чаще, чем у обыкновенных растений, молодые завязи зарываются в землю, — явление, которое, как можно думать, служит для защиты их от уничтожения птицами и другими врагами. Это преимущество сопровождается, однако, потерей возможности широкого рассеяния семян. Не менее восьми родов из перечисленных в списке в начале этой главы содержат виды, для которых характерно это явление, а именно многие виды Viola, Oxalis, Vandellia, Linaria, Commelina и, по крайней мере, три рода Leguminosae. Семена Leersia хотя и не зарываются в землю, но также весьма совершенным образом укрываются внутри листовых влагалищ. Клейстогамные цветы могут очень легко зарывать свои молодые завязи и коробочки, вследствие их незначительной величины, заостренной формы, полной замкнутости и отсутствия венчика; отсюда понятно, почему столь многие из них приобрели это удивительное свойство.

Было уже указано, что приблизительно у 32 родов из 55, перечисленных в упомянутом списке,[132] совершенные цветы являются неправильными; это означает, что они специально приспособились к опылению с помощью насекомых. Кроме того, три рода, имеющие правильные цветы, приспособились к этой же цели другими способами. Цветы, имеющие такое строение, легко могут остаться в том или ином году недостаточно опыленными, в частности, если необходимых для этого насекомых окажется мало; трудно поэтому отвергнуть предположение, что образование клейстогамных цветов, которые при всех условиях

* «Sull'Opera, la Distribuzione dei Sessi nelle Piante», 1867, p. 30.

** Источники этих данных приведены в моей работе «Effects of Cross-and Self-Fertilisation», p. 376 [см. наст. издание, том VI, глава X].

гарантируют полное количество семян, отчасти обусловлено тем, что совершенные цветы легко могут оказаться неспособными к опылению. Но если эта причина действительно существует, то она должна иметь подчиненное значение, так как четыре из перечисленных в вышеупомянутом списке родов опыляются ветром, и трудно найти основание, почему их совершенные цветы могли бы чаще оставаться неопыленными, чем цветы какого-либо другого анемофильного рода. В противоположность тому, что мы видим здесь в отношении совершенных цветов, значительное большинство которых неправильные, из 38 гетеростильных родов, описанных в предшествующих главах, лишь один имеет такие цветы; и все же все эти роды при легитимном опылении полностью зависят от насекомых. Я не знаю, как можно объяснить это различие в относительном количестве правильных и неправильных цветов у этих двух групп растений, если не предположить, что гетеростильные цветы уже достаточно хорошо приспособились к перекрестному опылению благодаря положению их тычинок и пестиков и различиям в опыляющей силе двух или трех типов их пыльцы, вследствие чего всякие дальнейшие приспособления [в этих целях], в частности образование неправильных цветов, стали излишними.

Хотя клейстогамные цветы всегда приносят большое количество семян, тем не менее те же растения, — либо одновременно, либо еще чаще, в другое время года, — дают обычно и совершенные цветы, которые приспособились к перекрестному опылению или допускают таковое. Имея в виду приведенные выше примеры относительно двух индийских видов Viola, которые в Англии в течение ряда лет приносили исключительно клейстогамные цветы, и многочисленных экземпляров Vandellia, а также нескольких экземпляров Ononis, которые в течение целого года вели себя таким же образом, было бы преждевременно заключать — на основании того, что *Salvia cleistogama* в течение пяти лет не давала в Германии совершенных цветов, * а один вид Aspicarpa не давал их в течение ряда лет в Париже, — что эти растения у себя на родине не приносят совершенных цветов. Фон Моль и многие другие ботаники неоднократно подчеркивали, что, как общее правило, совершенные цветы, образующиеся на клейстогамных растениях, являются стерильными; но на ряде различных видов было показано, что это не так. Совершенные цветы Viola действительно стерильны, если они не посещаются пчелами; но если последние их посещают, то они дают нормальное количество семян. Насколько я был в состоянии выяснить, имеется лишь одно абсолютное исключение из правила, что совершенные цветы плодовиты, именно Voandzeia; но в этом случае мы не должны забывать, что культура часто вредно влияет на органы размножения. Хотя совершенные цветы Leersia иногда дают семена, но случается это, поскольку до сих пор удавалось наблюдать, настолько редко, что здесь мы практически имеем второе исключение из правила.

Поскольку клейстогамные цветы оплодотворяются все без исключения и поскольку они образуются в большом количестве, то в совокупности они дают значительно большее количество семян, чем совершенные цветы того же самого растения. Но последние иногда подвергаются перекрестному опылению, и их потомство должно благодаря этому становиться более крепким, как мы можем заключить на основании широко распространенных аналогичных явлений. Однако для подтверждения

* Dr. Ascherson, «Bot. Zeit.», 1871, S. 555.

этого я имею очень небольшое количество прямых доказательств: было устроено соревнование между двумя сеянцами *Ononis minutissima* из семян, получившихся в результате перекрестного опыления, и двумя сеянцами, выращенными из семян клейстогамных цветов; сначала все они были одинаковой высоты; затем сеянцы из семян перекрестноопыленных несколько отстали, однако в следующем году они показали обычное для их класса превосходство, и их средняя высота относилась к средней высоте самоопыленных растений клейстогамного происхождения, как 100 к 88. У Vandellia двадцать растений, выросших из семян, полученных путем перекрестного опыления, лишь незначительно превосходили по высоте двадцать растений, выращенных из клейстогамных семян, а именно в отношении 100 к 94.

Естественно попытаться выяснить, каким образом у столь большого числа растений, принадлежащих к весьма различным семействам, первоначально возникла задержка в развитии их цветов, благодаря которой они в конце концов сделались клейстогамными. На многих вышеприведенных примерах [постепенных] градаций между двумя состояниями цветка на одном и том же растении у Viola, Oxalis, Biophytum, Campanula и др. было показано, что переход из одного состояния в другое совсем не так труден. У различных видов Viola различные части цветка также модифицировались в весьма различной степени. Такие растения, которые на своей родине образуют цветы нормального или почти нормального размера, но никогда не раскрываются (как у Thelymitra) и все же дают плоды, легко могут стать клейстогамными. *Lathyrus nissolia*, повидимому, находится в стадии начинающегося перехода, так же как и *Drosera Anglica*, цветы которой являются не вполне закрытыми. Мы имеем хорошие доказательства того, что под влиянием неблагоприятных условий цветы иногда не раскрываются и несколько редуцируются по своей величине, однако полностью сохраняют при этом свою плодовитость. Линней наблюдал в 1753 г., что цветы ряда растений, привезенных из Испании и культивируемых в Упсале, не образовывали венчика, но давали семена. Аза Грей видел цветы экзотических растений в северной части Соединенных Штатов, которые никогда не раскрывались, но тем не менее плодоносили. У некоторых английских растений, которые цвели в течение почти круглого года, м-р Беннет нашел, что цветы, образованные зимой, были опылены в бутонах; в то же время у других видов, которые цветут в определенное время года, но «были обмануты теплым январем и дали несколько плохо развитых цветов», пыльники не выделяли пыльцы и семена не образовывались. Цветы *Lysimachia vulgaris*, выставленные на солнце, раскрываются нормально, тогда как растущие в тенистых местах имеют меньшие венчики, которые раскрываются лишь незначительно; и эти две формы в промежуточных местах переходят одна в другую. Наблюдения г-на Буше представляют особый интерес, так как он показал, что как температура, так и количество света влияют на размеры венчика; он дает измерения, доказывающие, что у некоторых растений венчик уменьшается с наступлением более холодного и темного времени года, тогда как у других он уменьшается с увеличением количества тепла и света. *

* По поводу данных Линнея см. Mohl в «Bot. Zeitung», 1863, p. 327. Asa Gray, «American Journal of Science», 2nd series, vol. XXXIX, 1865, p. 105. Bennett в «Nature», Nov. 1869, p. 11. Преподобный Д. Генсло также указывает («Gardener's Chronicle». 1877, p. 271, и «Nature», Oct. 19, 1876, p. 543), «что с

Предположение, что первый шаг к превращению цветов в клейстогамные был вызван условиями, в которых они находились, подкрепляется тем фактом, что различные относящиеся к этой группе растения при известных условиях либо вовсе не образуют клейстогамных цветов, либо, с другой стороны, образуют их вплоть до полного вытеснения совершенных цветов. Так, некоторые виды Viola не дают клейстогамных цветов, если растут в низменностях или в определенных районах. Другие растения в культуре в течение нескольких последовательных лет не давали совершенных цветов; но это наблюдается у *Juncus bufonius* и на его родине, в России. Клейстогамные цветы образуются у некоторых видов в позднее время года, у других — в раннее, и это подтверждает предположение, что первый шаг к их развитию был обусловлен климатом; но сроки, в которые появляются теперь оба типа цветов, должны были с тех пор определиться более точно. Мы не знаем, влияет ли слишком низкая или слишком высокая температура, или количество света прямым образом на размеры венчика, или это влияние является косвенным, оказывая воздействие сначала на мужские органы. Как бы это ни происходило, но если какое-либо растение в раннее или позднее время года теряет способность к полному раскрытию венчика, при некотором уменьшении его величины, не теряя в то же время способности к самоопылению, естественный отбор может без труда завершить этот процесс и сделать растение строго клейстогамным. Можно думать, что различные органы модифицировались и под влиянием тех своеобразных условий, которым они подвергались в совершенно закрытом цветке, а также в связи с принципом коррелятивного роста и присущей всем редуцированным органам тенденцией в конечном счете полностью исчезать. Результатом этого должно было явиться образование клейстогамных цветов в том виде, как мы их наблюдаем в настоящее время, — цветов, замечательно приспособленных к тому, чтобы давать обильное количество семян при удивительно малых затратах со стороны растения.

Я хочу теперь очень кратко резюмировать главнейшие выводы, вытекающие из изложенных в этом томе наблюдений. Клейстогамные цветы приносят, как только что было указано, громадное количество семян с незначительными затратами; и мы вряд ли можем сомневаться в том, что их структура модифицировалась и деградировала ради этой специальной цели, поскольку при этом почти всегда образуются совершенные цветы, допускающие спорадическую возможность перекрестного опыления. Гермафродитные растения во многих случаях сделались однодомными, двудомными или полигамными; но так как разделение полов было бы вредным, если бы пыльца не переносилась, уже как общее правило, с цветка на цветок с помощью насекомых или ветра, то мы можем предположить, что процесс разделения полов не возник и не завершился ради достижения тех преимуществ, которые вытекают из перекрестного опыления. Единственным мотивом, объясняющим разделение полов, является, как мне представляется, то, что образование большого количества семян может оказаться для данного растения при изменившихся условиях жизни излишним, и тогда может явиться чрезвычайно для него благоприятным то, что один и тот же цветок или

наступлением осени, — а у тех из наших дикорастущих цветов, которые обычно цветут зимой, то в это время года», — цветы самоопыляются. О Lysimachia см. H. Müller, «Nature», Sept. 1873, p. 433. Bouché, «Sitzungsbericht de Gesell. Naturforsch. Freunde», Oct. 1874, S. 90.

один и тот же индивид, в условиях борьбы за существование, которой подвержены все организмы, не должен будет напрягать свою жизненную энергию для образования как пыльцы, так и семян. По отношению к растениям, принадлежащим к гинодиэцичному подклассу, т. е. к таким, которые существуют одновременно в виде гермафродитов и женских особей, было доказано, что они приносят гораздо большее количество семян, чем если бы все они оставались гермафродитами; и мы можем быть уверенными, судя по большому числу семян, производимому многими растениями, что такое обильное образование семян часто является необходимым или выгодным. Поэтому представляется вероятным, что две формы этого подкласса разделились или развились специально для этой цели.

Различные гермафродитные растения сделались гетеростильными и существуют теперь в двух или трех формах; и мы можем смело допустить, что это произошло для обеспечения перекрестного опыления. Для полного и легитимного опыления этих растений пыльца одной формы должна быть перенесена на рыльце другой. Если будут соединены половые элементы, принадлежащие одной и той же форме, то такой союз будет иллегитимным и в большей или меньшей степени стерильным. У диморфных видов возможны два иллегитимных союза, а у триморфных видов — двенадцать. Имеются основания думать, что стерильность этих союзов не является специально приобретенной, а представляет собою побочный результат того, что половые элементы двух или трех форм приспособились к специфическому воздействию друг на друга, вследствие чего всякий иной тип союза оказывается недействительным, как и между двумя различными видами. Другой, еще более замечательный, побочный результат этого состоит в том, что сеянцы от иллегитимного союза часто оказываются карликовыми и в большей или меньшей степени или даже совершенно бесплодными, подобно гибридам от скрещивания двух совершенно различных видов.

НАСЕКОМОЯДНЫЕ РАСТЕНИЯ



ЧАРЛЗ ДАРВИН И СОВРЕМЕННЫЕ ЗНАНИЯ О НАСЕКОМОЯДНЫХ РАСТЕНИЯХ

КРАТКИЙ ИСТОРИЧЕСКИЙ ОЧЕРК

Растения, которые ловят насекомых, стали известны еще в XVIII столетии. Первое довольно точное описание венериной мухоловки (*Dionaea muscipula*) относится к 1769 г. и было сделано английским натуралистом Джоном Эллисом в письме к Карлу Линнею. Эллис высказал правильную догадку, что насекомые, пойманные этим растением, служат ему пищей, но неверно истолковал значение железок, находящихся на поверхности листьев мухоловки: выделяемая ими жидкость, по его мнению, представляет собой приманку для насекомых. На самом деле они выделяют только пищеварительный сок. Несколько позже, в 1782 г., немецкий врач А. В. Рот указал на то, что листья росянки (Drosera) совершают своеобразные движения, с помощью которых они ловят насекомых, и высказал предположение, что пойманные животные являются источником пищи для этого растения.

У. Бартрам в книге, посвященной описанию его путешествия по северной и южной Каролине, Флориде и другим штатам Северной Америки (1791), останавливается на растениях из рода Sarracenia, листья которых превращены в кувшинчики, содержащие воду и служащие ловушкой для насекомых. У него же мы впервые встречаем термин «плотоядные растения» (в применении к венериной мухоловке).

В первой и в начале второй половины XIX века список насекомоядных растений значительно увеличился, так как был описан ряд новых форм, относящихся к этой группе; особенно следует отметить открытие насекомоядности у Nepenthes (Корталье, 1835). Вскоре начали появляться отдельные работы, посвященные более глубокому изучению движений и других биологических особенностей этих растений. В 1861 г. Оже де Ляссю описал движения листьев у Aldrovanda и обнаружил, что они чувствительны к прикосновению. В 1868 г. Кэнби впервые указал на пищеварительные свойства сока, выделяемого листьями Dionaea.

Несмотря на все эти открытия, правильное понимание биологии и физиологии насекомоядных растений все еще очень медленно пробивало себе путь в сознание естествоиспытателей этой эпохи. Для примера укажем на архаические взгляды, которых придерживался в этой области Ламарк. * По его мнению, растения, в том числе и насекомоядные, представляют собой организмы, никогда и ни в одной из своих частей не обладающие чувствительностью, лишенные способности к пищеварению и не совершающие движений под влиянием раздражений.

* См. также мою статью «Ч. Дарвин и учение о движениях растительного организма» в VIII томе настоящего издания.

Таковы были взгляды и многих других выдающихся биологов первой половины прошлого столетия.

Борьба с этими отжившими воззрениями началась и велась главным образом на почве нового учения об эволюции организмов, творцом и первым проводником которого был Ч. Дарвин. Механистические идеи, безраздельно господствовавшие в физиологии растений додарвиновской эпохи, под напором новой эволюционной теории быстро теряли свой кредит. Все более и более выяснялось существенное сходство между животными и растительными организмами во всех главнейших их отправлениях. Эти сдвиги подготовили путь для правильного подхода к тем явлениям, которые наблюдались у насекомоядных растений и так плохо вязались с традиционными биологическими представлениями. Становилось невозможным мыслить растение, как «неполноценный организм», лишенный целого ряда основных свойств, которыми наделено активно движущееся и чувствительное животное. Искусственная грань между этими двумя царствами организованной природы все более стиралась. Разрушить ее окончательно было необходимо для полного торжества эволюционной идеи, и потому-то Ч. Дарвин так часто подчеркивал, что ему всегда доставляла большое удовлетворение возможность «поднять растение на высшую ступень в системе живых существ».

Для достижения этой цели, для «уравнения в правах» животного и растительного организма, трудно было найти более подходящий объект, чем некоторые представители группы насекомоядных растений: их исключительно высокая чувствительность к прикосновению и к химическим раздражениям, передача полученного возбуждения по тканям, разнообразные и более или менее быстрые хватательные движения для овладения добычей, наконец, способ переваривания пищи и поглощения продуктов работы пищеварительных ферментов — все это такие черты организации, которые раньше считались свойственными только животным организмам в отличие от растительных. Не приходится поэтому удивляться, если Ч. Дарвин в одном из своих писем к Аза Грею (1863 или 1864 г.), упоминая о росянке (Drosera), говорит, что это — «удивительное растение или, скорее даже, очень умное животное».

Ч. Дарвин начал свои исследования над насекомоядными растениями с наблюдений в природе над росянкой летом 1860 г. Тогда же он поставил и ряд лабораторных опытов, которые вскоре разрослись в целое исследование. Работа эта так захватила Дарвина, что осенью того же года он писал Ляйеллю: «В настоящее время Drosera интересует меня больше, чем происхождение всех видов на свете». Результаты этих опытов были настолько изумительны, что Дарвин не решился сразу опубликовать их и еще в течение многих лет, не доверяя своему искусству экспериментатора, при всякой возможности повторял и дополнял свои исследования. Только спустя 15 лет, когда накопленные им данные частично уже были подтверждены другими исследователями, Дарвин подвел итоги всей своей многолетней работе в книге «Insectivorous Plants» (1875). «Промедление в этом случае, как и при работе над всеми другими моими книгами, — пишет он в своей «Автобиографии»,— было для меня большим преимуществом, так как по истечении столь большого промежутка времени человек может почти так же хорошо критиковать свою собственную работу, как и чью-нибудь чужую».

Второе издание «Насекомоядных растений» вышло уже после смерти Ч. Дарвина, в 1888 г., с довольно большим числом дополнений, написанных его сыном, Френсисом. В настоящем издании печатается пере-

вод, сделанный с первого издания, дополнения же Фр. Дарвина частью использованы при составлении комментариев и вступительной статьи, частью опущены совсем, как потерявшие интерес в связи с дальнейшим прогрессом наших знаний о насекомоядных растениях.

Работа Ч. Дарвина была переломным пунктом в истории исследования насекомоядных растений. Как указывает К. Гёбель (1893), «едва ли какой-нибудь другой отдел ботаники в новейшее время привлекал к себе внимание более широких кругов, чем так называемые насекомоядные растения. Причиною этого была в особенности обширная работа Дарвина, давшая толчок к появлению многочисленных других работ». «Наши знания в этой области, — говорит другой физиолог В. Пфеффер (1904), — были значительно углублены и расширены благодаря обширным и превосходным исследованиям Ч. Дарвина». По словам А. Вагнера (1911), автора одной из лучших популярных сводок по насекомоядным растениям, исследования Дарвина впервые привлекли серьезное внимание естествоиспытателей к этой теме.

Следует, однако, иметь в виду, что работа Ч. Дарвина не сразу нашла признание среди специалистов ботаников. Не было недостатка и в отрицательных отзывах, главным источником которых были, впрочем, в большинстве случаев принципиальные расхождения их авторов с Дарвином, как творцом новой эволюционной теории. Как исторический курьез отметим выступление Регеля (1879), бывшего в то время директором Петербургского ботанического сада. По его мнению, утверждение Дарвина, будто в природе существуют растения, питающиеся насекомыми, «принадлежит к числу тех теорий, над которыми всякий здравомыслящий ботаник и естествоиспытатель просто смеялся бы, если бы оно не исходило от прославленного Дарвина». «Мы надеемся,— пишет он далее,— что холодный разум (der kühle Verstand) и основательное наблюдение наших немецких исследователей скоро забросят эту теорию, подобно теориям первичного зарождения, партеногенеза, чередования поколений и т. п., в ящик научного хлама, который сами бывшие последователи таких теорий меньше всех захотят когда-либо открыть». Надеждам незадачливого критика, однако, не суждено было осуществиться: «теория» Дарвина о насекомоядных растениях, так же как и осужденные вместе с нею «теории» партеногенеза и чередования поколений, пользуется в настоящее время всеобщим признанием.

За столетие, истекшее со времени открытия первых насекомоядных растений, работа Ч. Дарвина была, несомненно, самым крупным вкладом в этот отдел ботаники. Ей мы обязаны наиболее значительной частью наших знаний о биологических особенностях и о физиологии этих своеобразных организмов. До сих пор не потеряли своей научной ценности и постоянно цитируются в учебниках данные Дарвина, относящиеся к движениям щупалец росянки, их чувствительности к механическим и химическим раздражениям, передаче этих раздражений из воспринимающей зоны в реагирующую, выделительной и поглощающей деятельности железок, к процессу переваривания различных органических азотистых соединений, к открытому им явлению так называемой аггрегации протоплазмы в клетках щупалец и железок. Целый ряд интереснейших наблюдений сделан им и относительно других насекомоядных растений.

Ценной особенностью работы Дарвина является его постоянное стремление осветить полученные данные с точки зрения основных идей

эволюционной теории. Необходимо отметить, что именно применение этих идей впервые дало возможность самому Дарвину и позднейшим исследователям, работавшим в той же области, понять, что насекомоядные растения отнюдь не представляют собою какой-то «игры природы» или аномального отклонения от общего типа организации, свойственного высшим зеленым растениям. Ни один современный биолог не сомневается больше в том, что все наблюдаемые в этой группе физиологические и морфологические особенности можно объяснить, как результат дальнейшего развития и дифференцировки зачатков, заложенных в каждом растительном организме: привлечение насекомых запахами, красками и вкусовыми приманками, удерживание добычи путем выделения липкой жидкости и разнообразных хватательных движений, различные проявления «чувствительности», выделение энзимов, переваривающих белковые вещества, и т. п. — все это такие черты организации, которые в той или иной степени развития, в той или иной форме свойственны всем или огромному большинству растений. Меняется только биологическое значение их или роль в жизни организма, применительно к тем условиям, в каких он живет, и в зависимости от всей предшествующей истории развития данного вида.

В свете этих идей изучение насекомоядных приобретает особый интерес, так как здесь легче, чем в какой-либо другой группе растений, составить себе ясное представление о необычайной пластичности их организации, о богатстве скрытых в ней физиологических и морфологических потенций, о почти безграничных возможностях органической эволюции, способной при известном сочетании условий превратить инертное, неподвижное и мало чувствительное растение в существо, наделенное тончайшей чувствительностью, совершающее быстрые движения, перенимающее способ питания высших животных организмов, использующее и успешно преодолевающее тонко развитые инстинкты низших представителей животного царства.

Работа Ч. Дарвина, конечно, не свободна от ряда недостатков и ошибок, частично выясненных и исправленных другими авторами, работавшими после него и имевшими возможность пользоваться более совершенными методами исследования. Так, например, им неправильно понято явление аггрегации. Об этой и о некоторых других менее существенных его ошибках будет упомянуто в дальнейшем изложении.

Переходим теперь к главной задаче нашей вступительной статьи: дать краткий очерк современного состояния наших знаний о насекомоядных растениях. Такой очерк поможет читателю лучше понять и оценить те данные, которые он найдет в классическом исследовании Дарвина, послужившем фундаментом для всей дальнейшей работы в этой области. Следуя примеру Дарвина и с целью придать нашему изложению более конкретный характер, мы рассмотрим главнейших представителей этой группы, причем особое внимание уделим, конечно, тем из них, которые встречаются и в нашей флоре.

КРАТКИЙ ОБЗОР СОВРЕМЕННЫХ ЗНАНИЙ ПО ЭКОЛОГИИ И ФИЗИОЛОГИИ НАСЕКОМОЯДНЫХ РАСТЕНИЙ

Все известные в настоящее время насекомоядные растения * относятся к семи различным семействам, из которых некоторые отстоят

* Мы имеем в виду только цветковые растения. Среди грибов есть формы, обладающие липкими гифами. Прилипающие к ним мелкие животные (главным образом,

довольно далеко одно от другого в системе растительного царства. Все эти семь семейств принадлежат к двудольным растениям. Среди однодольных насекомоядных растений неизвестно. Шесть семейств из отрядов Sarraceniales и Rosales относятся к раздельнолепестным и одно (Lentibulariaceae из отряда Tubiflorae) — к сростнолепестных. В приведенной ниже таблице перечислены в систематическом порядке все известные роды насекомоядных растений (16), с указанием числа относящихся к ним видов и областей их распространения:

Отряды и подотряды	Семейства	Роды	Число видов	Распространение
Отряд: Sarraceniales	Sarraceniaceae	Sarracenia	7	Атлантическая область Сев. Америки.
		Darlingtonia	1	Калифорния.
		Heliamphora	4	Гвиана, Венецуэла.
	Nepenthaceae	Nepenthes	58	Индо - Малайская область; 1 вид на Сейшельских островах, 1 — на Мадагаскаре.
	Droseraceae	Drosophyllum	1	Португалия, Ю. Испания, Марокко.
		Drosera	100	Гл. обр. в южном полушарии и в Сев. Америке. В Европе 3 вида.
		Dionaea	1	Северн. Каролина (США).
		Aldrovanda	1	Европа, обл. Верхнего Нила, Азия, Австралия.
Отряд: Rosales. Подотряд: Saxifragineae	Cephalotaceae	Cephalotus	1	Зап. Австралия.
	Byblidaceae	Byblis	2	Австралия.
	Roridulaceae	Roridula *	2	Южная Африка.
Отряд: Tubiflorae, Подотряд: Solaninae	Lentibulariaceae	Pinguicula	32	Европа, Америка, Сибирь, Центральная и Малая Азия.
		Utricularia	250	Умеренная и тропическая зона.
		Polypompholyx	3	Австралия, Южная Америка.
		Genlisea	10	Тропическая Америка и Африка.
		Biovularia	2	Вест-Индия.

Мы видим, что число видов, относящихся к насекомоядным, весьма значительно: оно достигает почти 500.

черви) оплетаются и пронизываются насквозь отростками этих гиф, которые с помощью выделяемых ими ферментов переваривают и поглощают содержащиеся в пойманной добыче органические вещества.

* См. ниже примечание на стр. 277.

Систематическое положение рода Byblis нельзя считать вполне выясненным. Вначале он был отнесен к Droseraceae, затем Энглер переместил его в семейство Lentibulariaceae. Однако по строению цветка этот род ближе к Saxifragaceae, куда его и относил Веттштейн. Наконец, в последнее время он выделен в особое семейство — Byblidaceae. То же можно сказать и о Roridula, которую еще недавно относили к семейству Droseraceae, а затем переместили в отряд Rosales, где она и занимает место рядом с Byblis, образуя самостоятельное семейство Roridulaceae.

Насекомоядные растения, встречающиеся в СССР, относятся к 4 родам: Pinguicula (3 вида), Utricularia (5 видов), Drosera (3 вида) и Aldrovanda (1 вид).

Все перечисленные в таблице растения обладают зелеными, содержащими хлорофилл листьями, которые у одних представителей группы полностью, у других частично превращены в органы, служащие для ловли животных. Очень часто эти метаморфозированные листья снабжены ярко окрашенными (красными, желтыми, белыми и др.) пятнами или сплошь окрашены в яркие цвета, назначение которых, несомненно, заключается в том, чтобы привлекать насекомых. Для этой же цели служат выделяемые специальными железками ароматические и вкусовые вещества. Здесь, следовательно, применяются для привлечения добычи те же средства, какими снабжены цветы у опыляемых животными растений. В некоторых случаях внешнее сходство этих органов с цветами настолько велико, что оно вводит в заблуждение даже человека.

По характеру приспособлений для ловли насекомых и других животных насекомоядные растения могут быть разбиты на три группы. К *первой* относятся те, у которых для этой цели служит просто *липкая поверхность* листьев или, точнее, расположенных на ней железок, выделяющих клейкое вещество. У некоторых представителей этой группы (Drosophyllum) дело этим и ограничивается. У других листья, к которым прилипли насекомые, совершают еще и определенные движения, помогающие им крепче удерживать пойманную добычу и подвергнуть ее более обильному смачиванию пищеварительными соками. У Pinguicula такие движения еще слабо выражены, у Drosera они достигают высокого развития, причем здесь движется не только пластинка листа, но и покрывающие ее многочисленные «щупальца».

Во *второй группе* можно объединить растения, снабженные ловушками типа *верши* и *ловчей ямы*. Привлекаемые обычно сахаристыми выделениями особых железок, насекомые забираются через входные отверстия внутрь этих полых органов, где и остаются навсегда. Никаких активных движений эти листья-ловушки не совершают, но зато они снабжены рядом приспособлений, имеющих целью, с одной стороны, направить насекомое туда, где оно должно быть убито и где выделяется пищеварительный сок, а с другой — помешать ему выбраться из ловушки наружу. К этой группе принадлежат все Sarraceniaceae, Nepenthes, Cephalotus, Genlisea. До последнего времени сюда же относили и Utricularia, снабженную пузырьками, очень напоминающими по своему строению вершу. Однако недавно доказано, что эти пузырьки способны совершать особые «глотательные» движения, с помощью которых они засасывают или затягивают внутрь мелких животных, толкущихся у закрытых клапаном входных отверстий. Таким образом, Utricularia обладает ловушкой переходного типа, и ее можно отнести как ко второй, так и к третьей группе.

Растения *третьей группы* снабжены ловушками типа *западни*, совершающими быстрые активные движения. У Dionaea и Aldrovanda листья имеют форму полураскрытой книги, и обе половинки их при прикосновении к ним животных (насекомых, рачков и т. п.) захлопываются с большей или меньшей скоростью и зажимают добычу. Здесь также имеются особые устройства, назначение которых заключается в том, чтобы парализовать попытки пойманного животного выбраться наружу. Utricularia с ее пузырьками, как только что указано, тоже может быть отнесена к этой группе.

Как мы видим, характер ловчих приспособлений не зависит от положения растения в системе: в одном и том же семействе растения могут иметь ловушки различных типов: среди Lentibulariaceae мы встречаем представителей всех трех групп, среди Droseraceae — двух. Ловушки всех растений, принадлежащих к семействам Sarraceniaceae, Nepenthaceae и Cephalotaceae, относятся ко второй группе.



Рис. 1. *Pinguicula vulgaris* в естественном местообитании

Справа на среднем листе — остатки пойманного насекомого.

Мы охарактеризовали вкратце главнейшие приспособления для заманивания, поимки и удерживания добычи у насекомоядных растений. На различных более тонких структурных особенностях, связанных с осуществлением этих актов и часто изумительных по совершенству своего строения, мы остановимся при описании отдельных представителей.

После поимки животного начинается гидролитическое расщепление содержащихся в нем сложных органических соединений, главным образом белковых, и всасывание продуктов гидролиза. Гидролиз происходит при участии особых железок, выделяющих протеолитические и другие ферменты, а также различные иные вещества, необходимые для пищеварения (например, кислоту и во многих случаях воду). Заключительный акт — всасывание растворенных веществ — также осуществляется при помощи железок, в большинстве случаев тех самых, которые выделяют пищеварительные соки. Для подачи воды к железкам и для отвода от них поглощенных питательных веществ всегда существует более или менее развитая и разветвленная сеть проводящих пучков.

Таковы, в самых кратких чертах, главнейшие биологические особенности насекомоядных растений. Более конкретное представление о них даст описание отдельных видов, к которому мы теперь и перейдем. В интересах большего удобства изложения мы не будем строго

придерживаться систематического порядка, указанного в приведенной выше таблице (стр. 259).

LENTIBULARIACEAE. — *Pinguicula* (жирянка). — Жирянки —небольшие растения с прикорневой розеткой яркозеленых листьев (см. рис. 1). От других родов этого семейства они отличаются тем, что имеют сравни-

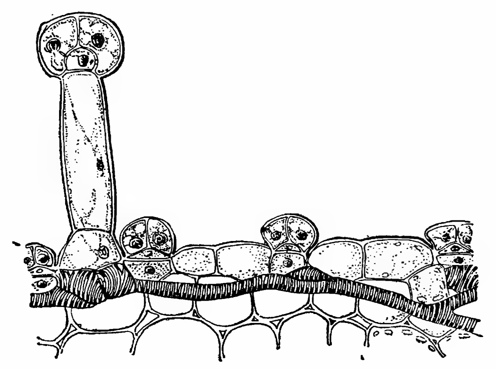


Рис. 2. *Pinguicula vulgaris*
Часть поперечного разреза листа: слева одна стебельчатая железка, справа — три сидячих.

тельно хорошо развитую корневую систему. Встречаются преимущественно в сырых, болотистых местах. Принадлежность Pinguicula к насекомоядным была впервые установлена Ч. Дарвином. *

Верхняя поверхность листьев густо покрыта железками двух родов: одни из них сидят на более или менее длинных одноклеточных нож-

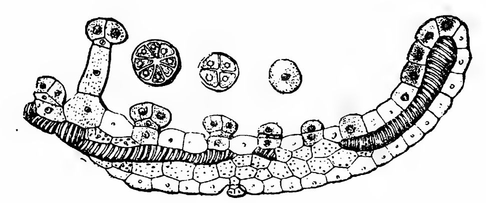


Рис. 3. *Pinguicula vulgaris*
Край листа в поперечном разрезе. Видны железки, постепенно переходящие (вправо) в железистые клетки эпидермиса. Вверху, над отдельными сидячими железками — вид их головок при рассматривании сверху.

ках и несут головки, состоящие из 16 клеток; другие — сидячие, и головки их состоят всего из 8 или даже меньшего числа клеток (см. рис. 2). У первых головки покрыты липким выделением и служат для ловли насекомых; вторые выделяют пищеварительный сок. Особенно густо те и другие расположены на верхушке и по краям листа. Листовая пла-

* В дальнейшем описании имеется в виду, главным образом, *Pinguicula vulgaris*.

стинка представляет еще ту особенность, что к краям она постепенно утончается: самая периферическая часть ее состоит только из верхнего и нижнего эпидермиса, отделенных друг от друга проводящими элементами (см. рис. 3). Железки по мере приближения к краю листа становятся все мельче и примитивнее по своему строению, и, наконец, переходят в эпидермальные клетки с выпуклыми наружными поверхностями. Еще дальше весь эпидермис сплошь имеет характер железистой ткани и состоит из клеток с крупными ядрами и сравнительно густой протоплазмой. Что эти клетки функционируют как железки, можно заключить по изменениям, наблюдающимся в их содержимом при переваривании и усвоении животных веществ: эти изменения вполне аналогичны тем, которые происходят в настоящих железках (появление капелек жира внутри клеток и т. п.).

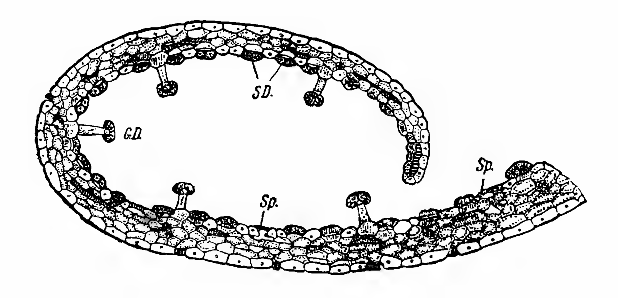


Рис. 4. *Pinguicula vulgaris*

Поперечный разрез через завернувшийся край листа. Видны два рода железок (*GD.*, *SD.*) и устьица (*Sp.*).

Добычей жирянки являются, главным образом, мелкие ползающие насекомые, которые, естественно, попадают прежде всего на край листа и здесь прилипают к более длинным железкам. Приманкой для этих животных, повидимому, служат блестящие капельки слизистого выделения на головках ловчих железок.

Стараясь освободиться, насекомые усиленно двигаются и вызывают механическое раздражение железок, которое передается по клеткам ножек вниз и распространяется по тканям листовой пластинки. Листовая пластинка реагирует на это раздражение загибанием края вверх (см. рис. 4), вследствие чего пойманное насекомое вскоре оказывается внутри узкой полости, или щели, и приходит в соприкосновение с новыми железками. Другим следствием этого раздражения является усиленное выделение слизи. Так как этот процесс сопровождается потерей воды и ослаблением тургора клеток-ножек, то они теряют свою упругость, сгибаются, и покрытое слизью, задыхающееся насекомое опускается до уровня сидячих железок, приходя в непосредственный контакт с ними. Химическое раздражение, получаемое при этом сидячими железками, вызывает усиленное выделение из них пищеварительного сока. Этот сок содержит, кроме протеолитического фермента (типа пепсина), бензойную кислоту и еще какое-то антисептически действующее вещество. Это последнее препятствует размножению бактерий.

Поэтому неправильно утверждение некоторых исследователей, будто Pinguicula поглощает, главным образом, те вещества, которые образуются при распаде убитых ею насекомых под влиянием микроорганизмов. Размножение микробов и образование продуктов гниения наблюдается только в тех случаях, когда пойманная добыча слишком велика, или при искусственном кормлении растения крупными кусочками свернувшегося белка, которых оно не в состоянии переварить с помощью выделяемых им ферментов. Гёбель правильно сравнивает это явление с несварением желудка у человека при перегрузке его трудно усвояемой пищей, когда в пищеварительном тракте также разыгрываются различные ненормальные процессы с участием бактерий. Приспособления для ловли насекомых у жирянки, несомненно, рассчитаны на очень мелкую добычу, с которой в состоянии справиться ее пищеварительный аппарат. Более крупные животные попадаются в листья жирянки очень редко.

Замечательно, что чисто механическое раздражение железок, вызванное, например, сухой былинкой, случайно занесенной ветром на поверхность листа, или кусочком стекла, положенным экспериментатором, сопровождается лишь слабым и кратковременным загибанием края пластинки. Наоборот, химическое раздражение, воспринятое сидячими железками, как результат соприкосновения их с пойманным животным или с каким-либо питательным веществом, нанесенным при опыте, вызывает интенсивное и длительное загибание. Целесообразность различия в реакции на механическое и химическое раздражение едва ли нуждается в пояснениях.

Интересно также, что слабая реакция получается и в том случае, если насекомое прилипло к центральной части листовой пластинки, которая не может быть покрыта завертывающимся краем листа, так как слишком удалена от него: край начавшего завертываться листа скоро снова разгибается. Повидимому, сила импульса уменьшается с увеличением расстояния от точки раздражения до зоны реакции.

Завертывание краев листа не только ускоряет переваривание добычи (вследствие соприкосновения ее с большим числом железок), но и защищает пищеварительный сок, вместе с пойманными насекомыми, от смывания дождем или росой, а также способствует более быстрому всасыванию продуктов гидролиза, так как благодаря капиллярности выделенная железками жидкость заполняет всю образовавшуюся при загибании листа узкую полость.

Всасывание происходит при участии всех железок, как ловчих, так и пищеварительных. В кутикуле, покрывающей клетки железок и заменяющего их эпидермиса по краям листа, имеются многочисленные тончайшие поры, которые облегчают как секрецию, так и поглощение продуктов гидролиза.

При поглощении всасывается вся жидкость без остатка, и когда лист вновь раскрывается, поверхность пластинки и покрывающих ее железок некоторое время остается совершенно сухой. Благодаря этому непереварившиеся хитиновые и другие остатки легко сдуваются ветром. Несколько позже на ловчих железках опять появляется липкое выделение, и лист готов к новой охоте. Однако после только что законченного акта переваривания и поглощения лист обычно нуждается в нескольких днях покоя, в течение которых он не реагирует движениями на механические и химические раздражения.

Utricularia (пузырчатка). — По числу относящихся к нему видов (более 250) этот род занимает первое место среди насекомоядных рас-

тений. С морфологической точки зрения он характеризуется полным отсутствием корневой системы и необычайной пластичностью или изменчивостью остальных вегетативных органов, которая часто делает чрезвычайно трудным или даже невозможным решение вопроса, каково происхождение той или иной части: имеет она стеблевой или листовой характер.

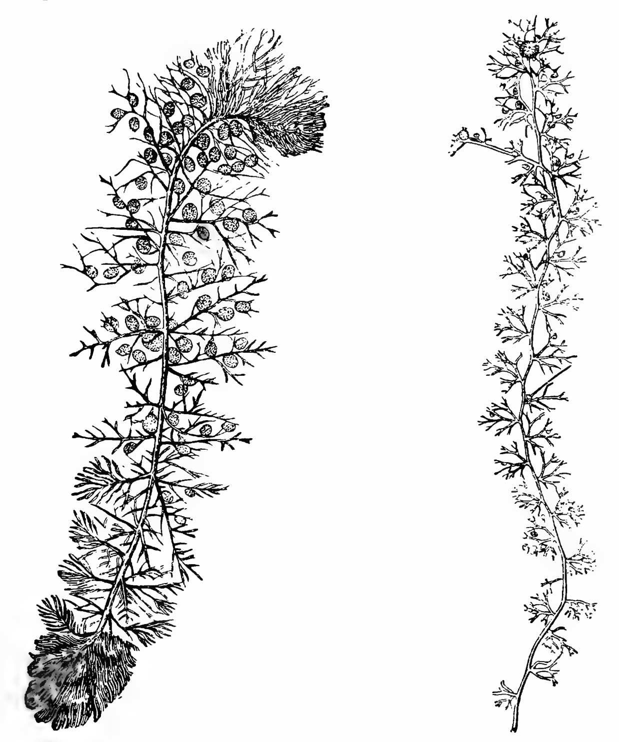


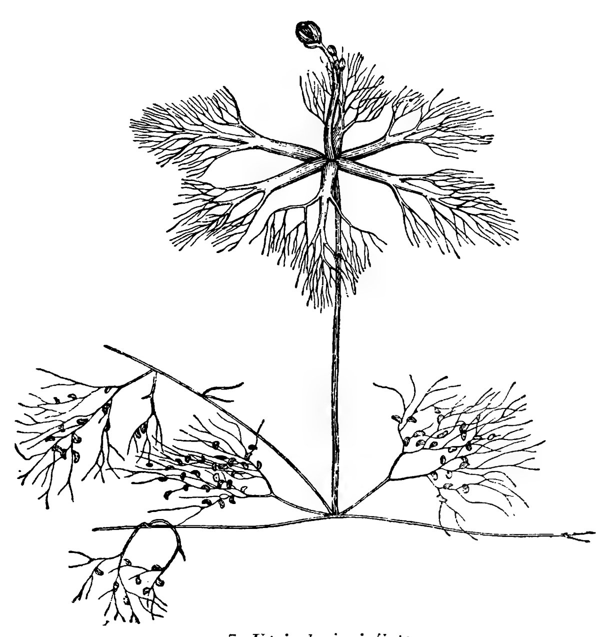
Рис. 5. *Utricularia vulgaris*

Слева — молодое растеньице, развившееся из перезимовавшей почки, справа — часть взрослого растения с двумя заложившимися зимующими почками на концах главного и бокового побегов.

Среди представителей этого рода имеются как типичные водные растения, так и наземные, обитающие, однако, только в очень влажных местах, и, наконец, эпифиты. Водные формы (к числу которых относятся и все встречающиеся в СССР виды) можно разделить на две группы. Одни из них образуют только свободно плавающие в воде (недалеко от поверхности) побеги, густо покрытые сильно расчлененными листьями, отдельные доли которых имеют вид коротких нитей или щетинок (рис. 5). Другие снабжены, кроме плавающих побегов, еще побегами



Рис. 6. *Utricularia intermedia*
Молодое, развившееся из зимующей почки растеньице
с двумя «якорными» побегами.



с. 7. *Utricularia inflata*
Растение с «плавательными телами» у основания цветоносного побега.

другого рода, которые можно назвать якорными, так как они отходят вниз и проникают в донный ил, укрепляя растение на месте (рис. 6). Якорные побеги отличаются от свободно плавающих тем, что листья их очень редуцированы. И те, и другие несут пузырьки, предназначенные для ловли животных и морфологически представляющие собою видоизмененные дольки листа.

У некоторых плавающих форм (например, у *Utricularia vulgaris* и *neglecta*) имеются еще так называемые воздушные побеги, направляющиеся всегда к поверхности воды, несколько выступающие над нею и покрытые возле верхушки чешуйчатыми листьями. Так как эти листья на наружной поверхности несут много устьиц, то Гёбель считает их органами газообмена. У некоторых тропических видов они достигают особенно сильного развития и имеют вид длинных белых нитей, торчащих своими верхушками из воды.

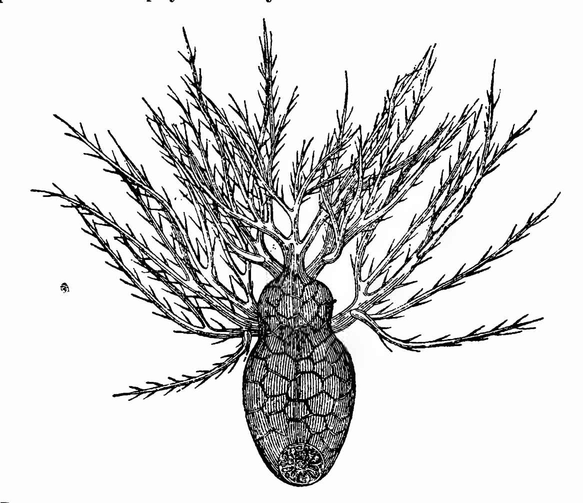


Рис. 8. «Плавательное тело» *Utricularia stellaris* (увеличено в 16 раз)
Видны просвечивающие сквозь наружную стенку клеточные пластинки, отделяющие друг от друга большие наполненные воздухом межклетные пространства; внизу они же видны в разрезе.

Во время цветения все пузырчатки дают более или менее длинный вертикальный цветонос. У водных форм он всегда выступает над поверхностью воды, причем у основания его иногда наблюдаются особые плавательные приспособления, с помощью которых цветонос сохраняет свое вертикальное положение (рис. 7). Это довольно объемистые выросты или подушки, снабженные многочисленными разветвлениями. Внутри они содержат множество камер, отделенных одна от другой тонкими перегородками и наполненных воздухом (рис. 8).

В умеренных широтах с наступлением осенних холодов у водных форм *Utricularia* на концах вегетативных побегов образуются зимние почки, или отводки. Они имеют округленную форму и состоят из плотно

прижатых один к другому листьев с большим запасом питательных веществ. Отделившись от материнского растения, эти почки падают на дно и перезимовывают. Весною они начинают развиваться, и образовавшиеся из них побеги (рис. 5), становясь легче воды (из-за проникновения воздуха в межклетные пространства), всплывают наверх.

Наземные формы отличаются от водных главным образом тем, что их находящиеся в воздухе листья снабжены цельными, нерасчлененными пластинками (рис. 9 и 10). Иногда, впрочем, у нижних листьев пластинка бывает раздельная. Отсутствующая корневая система заменена тонкими разветвленными стеблевыми побегами, которые укрепляют растение в почве и снабжают его водой и минеральными солями, т. е. выполняют те же функции, что и настоящие корни. Кроме того, они несут большое число пузырьков, которые здесь, следовательно, находятся не в воде, а во влажной почве. У некоторых наземных пузырчаток у основания цветоносов имеются особые выросты, так называемые ризоиды (рис. 9), предназначенные, повидимому, для придания большей устойчивости цветущей и плодоносящей оси.

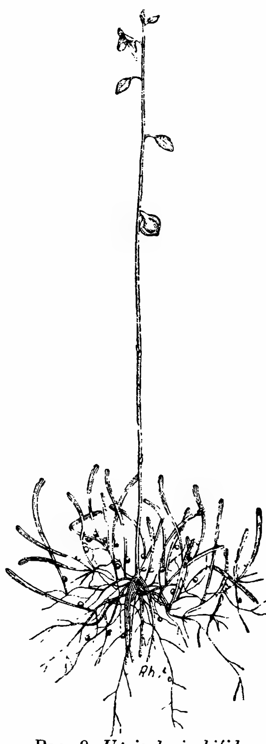


Рис. 9. *Utricularia bifida*
Растение с побегами, несущими пузырьки и настоящие листья, и с «ризоидами» (*Rh*).

Эпифитные пузырчатки обитают, главным образом, во мху, на коре деревьев. У них имеются описанные Дарвином клубни, запасающие воду и дающие им возможность переживать сухое время года. Некоторые эпифитные пузырчатки поселяются в «цистернах» Bromeliaceae,— углублениях в виде чаш, образованных плотно прилегающими друг к другу основными частями листьев. Здесь собирается дождевая вода, и в ней всегда имеется довольно обильное население, состоящее из мелких животных, которые и служат пищей для этих видов Utricularia.

Наиболее интересная особенность Utricularia, от которой она получила и свое название,— пузырьки (utriculi), предназначенные для ловли животных. Характер добычи зависит от того, где находятся эти ловушки,— в воде, в илу или в почве, но всегда это очень мелкие животные, так как размеры пузырьков незначительны и у некоторых видов измеряются долями миллиметра. Наиболее крупные пузырьки не превышают в длину 5—6 мм.

Пузырьки представляют собой тонкостенные полупрозрачные полые образования, входные отверстия которых имеют форму суживающейся внутрь воронки и закрыты упругим клапаном, свободный край которого упирается в подковообразное утолщение (рис. 11). По краям эти отверстия обычно усажены длинными щетинками (антеннами); иногда

здесь имеются и более массивные выступы в форме пластинок или хоботков (рис. 12). Главное назначение всех этих образований, по-видимому, заключается в том, чтобы направлять мелких плавающих и ползающих животных к входной воронке. Для этой же цели служит обильно выделяемая здесь особыми железками в качестве приманки сахаристая слизь. Кроме того, антенны и другие выросты не позволяют приближаться к отверстиям более крупным животным, которые могли бы повредить пузырьки.

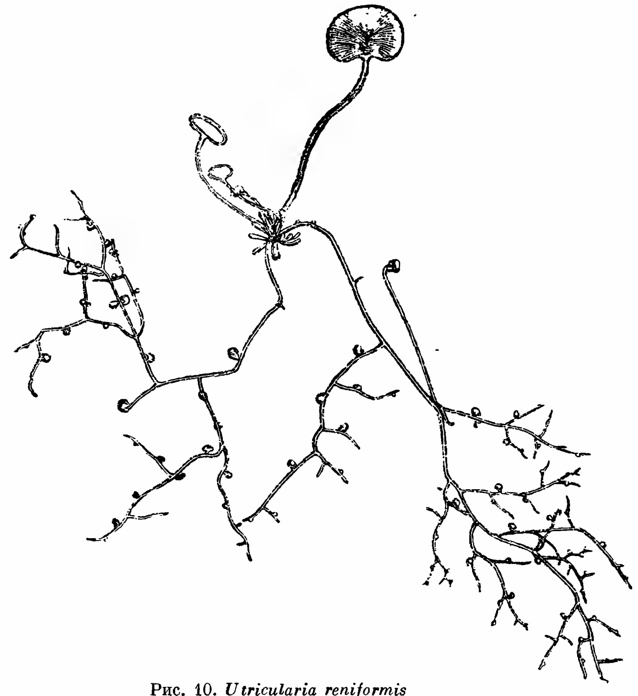


Рис. 10. *Utricularia reniformis*

Молодое растеньице с подземными побегами, несущими пузырьки.

Швейцарский энтомолог Броше еще в 1911 г. открыл, что пузырьки утрикулярии совершают «глотательные» движения. Механизм этих движений был выяснен в основных чертах исследованиями Мерля (1921), Чайя (1922), Уайтайкома (1924) и др. Согласно этим исследованиям, источником движущей силы здесь являются четырехлопастные волоски, в бесчисленном количестве покрывающие стенки пузырьков изнутри. Эти волоски представляют собою поглотительные железки, которые непрерывно и энергично высасывают воду из полости пузырька. Так как входное отверстие плотно закрыто клапаном, то с уменьшением количества воды в полости боковые стенки пузырька постепенно втягивают-

ся внутрь (см. рис. 13). Эта деформация живой сильно тургесцирующей ткани сопровождается возникновением в ней эластического напряжения: вдавленные внутрь стенки стремятся принять первоначальную форму, чему, однако, препятствует сила сцепления их с частицами воды и сцепление (когезия) этих частиц между собою. Если теперь слегка приоткрыть клапан, надавивши на него тонкой иглой или волоском, то наружная вода с силой врывается через образовавшееся отверстие внутрь, и боковые стенки пузырька выпрямляются. В природе такое приоткрывание клапана совершается мелкими плавающими (и ползающими) животными, причем, по Чайя и другим вышеупомянутым

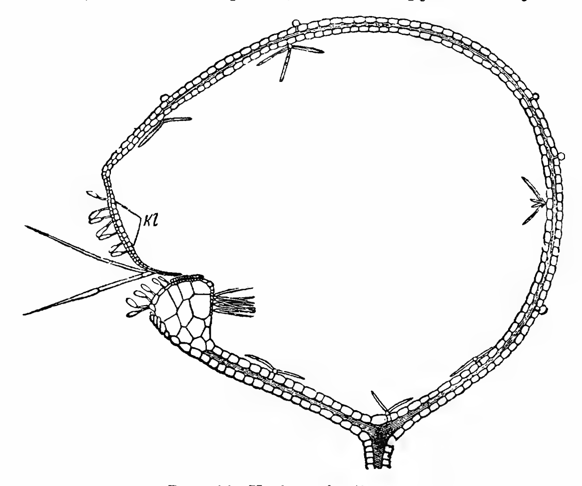


Рис. 11. *Utricularia flexuosa*

Продольный разрез пузырька. *Kl* — **клапан, несущий на наружной поверхности две щетинки и слизистые волоски.**

авторам, особенно легко оно происходит в тех случаях, когда эти животные прикасаются к расположенным на наружной поверхности клапана четырем длинным щетинковидным волоскам: эти волоски действуют подобно рычагам, и достаточно самого легкого надавливания на них, чтобы клапан отстал от подушечки, служащей ему опорой. Возникающая при этом струя воды увлекает животных внутрь полости, после чего эластический клапан принимает свое первоначальное положение и входное отверстие снова закрывается. Таким образом, пузырек утрикулярии представляет собою «живой когезионный механизм», действующий без всякого участия каких-либо наделенных контактной раздражимостью клеток.

Пузырек, только что проглотивший добычу, в течение некоторого времени не может совершать новых глотательных движений, так как не обладает необходимым для этого эластическим напряжением стенок. Однако уже через 15—20 минут, благодаря работе высасывающих воду четырехлопастных железок, он вновь «заряжается» достаточным количеством потенциальной энергии и опять готов к действию.

В строении и физиологических свойствах пузырьков Utricularia имеется целый ряд интересных особенностей, обеспечивающих безотказную работу их когезионного механизма. Так, например, стенки их состоят из клеток, обладающих чрезвычайно малой проницаемостью

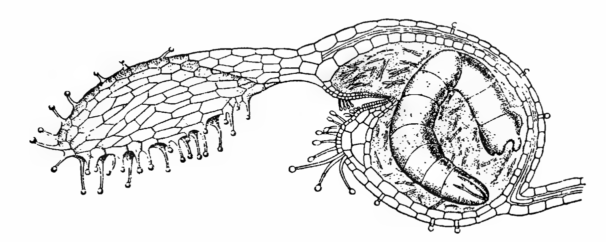


Рис. 12. *Utricularia Warburgi*
Разрезанный вдоль пузырек с «хоботком». Внутри пойманная личинка насекомого.

для воды, так что проникновение ее внутрь путем осмоза через оболочки и протоплазму этих клеток почти невозможно. Плотное соединение клапана с опорной подушечкой достигается наличием на этой последней кутикулярного валика (velum). Для этой же цели служит обильно выделяемая здесь особыми железками слизь. Уплощение пу-

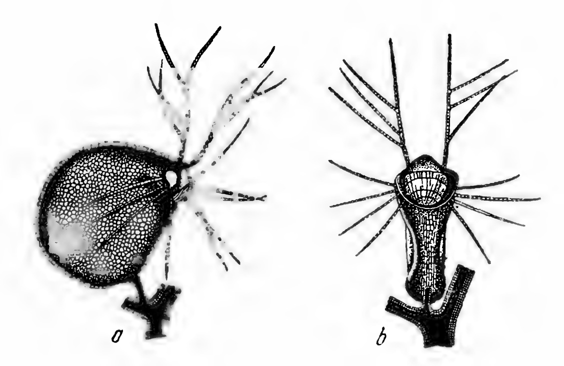


Рис. 13. *Utricularia vulgaris*
a — Вид пузырька сбоку, *b* — вид его спереди, в состоянии напряжения.

зырька при высасывании из него воды четырехлопастными волосками сопровождается выгибанием клапана наружу, вследствие чего он еще плотнее закрывает входное отверстие.

Как видно из этого описания, пузырьки утрикулярии представляют собой весьма совершенный аппарат для ловли мелких животных. Особенного удивления заслуживает то обстоятельство, что у этого растения работа всасывающих железок, непосредственной задачей которых является поглощение питательных веществ из полости пузырька,

в то же время служит источником энергии, необходимой для ловли добычи. Здесь перед нами одно из разительных проявлений «принципа экономии сил», который, повидимому, играл не последнюю роль в процессе отбора и совершенствования сложнейших приспособлений, наблюдаемых у высших растительных и животных форм.

О совершенстве ловчего аппарата утрикулярии свидетельствует и богатство добычи, постоянно находимой в ее пузырьках. Хегнер (1926) подсчитал, что в одном экземпляре *Utricularia vulgaris* var. *americana*, имевшем в длину около 220 см, содержалось приблизительно 150 000 пойманных низших ракообразных и огромное число различных Protozoa. Интересно, что из этих последних некоторые (например, Paramaecium, Stentor) быстро перевариваются, тогда как другие (например, Euglena) остаются в пузырьках сравнительно долгое время живыми и сохраняют свою подвижность. Более крупные животные попадаются значительно реже: иногда в пузырьках находили личинок жуков (рис. 12), мальков рыбы и даже небольших головастиков.

Ч. Дарвину не удалось выяснить, обладают ли пузырьки утрикулярий способностью выделять протеолитические и другие ферменты. Этот вопрос был решен в положительном смысле позднейшими исследователями. Так, уже Лютцельбург (1910) установил выделение протеолитического фермента типа трипсина и, кроме того, бензойной кислоты, которая, по его мнению, играет роль антисептического вещества. Однако Штуцер (1926) обнаружил в пузырьках значительное количество самых разнообразных бактерий, которые, как он полагает, принимают участие в разложении белковых и других органических веществ пойманных и убитых животных. Адова (1924) нашла в вытяжках из пузырьков *Utricularia vulgaris* две протеазы, из которых одна сильнее действует в кислом, другая в нейтральном растворе. В вытяжках из обыкновенных листьев этого растения протеолитических ферментов не оказалось.

Гёбель показал, что переваривание пойманных животных сопровождается накоплением капелек жира в клетках четырехлопастных железок, покрывающих стенки пузырьков изнутри. Повидимому, этот жир образуется здесь за счет лецитина, который проникает внутрь этих клеток сквозь их оболочки. Ч. Дарвин ошибочно полагал, что в клетках четырехлопастных железок происходит новообразование протоплазмы за счет поглощенных ими органических веществ; за протоплазму он принял отлагающиеся здесь капельки жира.

Polypompholyx.— Этот род принадлежит к числу наименее изученных. Во многих отношениях он очень близок к некоторым наземным формам утрикулярий. Стебель, оканчивающийся соцветием, внизу несет тесно сближенные линейные листья. Имеются также «ризоиды», которые здесь представляют собою видоизмененные листья и по внешнему виду напоминают корни. Они служат для укрепления растения в почве и для поглощения воды. Наконец, на длинных ножках сидят подземные пузырьки, которые и по строению, и по функции очень похожи на соответствующие органы Utricularia.

Biovularia.— Этот род также очень близок к Utricularia, от которой отличается, однако, формой венчика и, главное, числом семяпочек в завязи: у биовулярии их всего две, тогда как у утрикулярии их очень много. К этому роду относятся два вест-индских водных растения, внешне сходных с пузырчаткой и обладающих такими же, как у нее, пузырьками, с помощью которых они ловят мелких животных.

Genlisea. — Растения, относящиеся к этому роду, по тонкости и изяществу их удивительных приспособлений для ловли мелких животных принадлежат к наиболее замечательным представителям группы насеко-

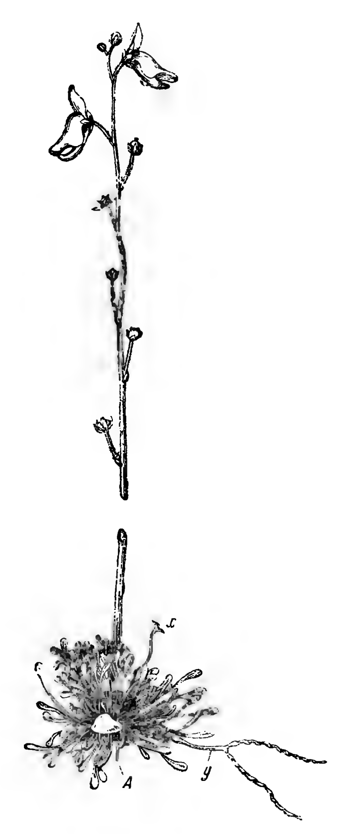


Рис. 14. *Genlisea ornata*

Цветущее растение, с густой розеткой листьев на укороченном стебле (*A*). *x*—молодой и *y* — вполне развившийся трубчатый лист.

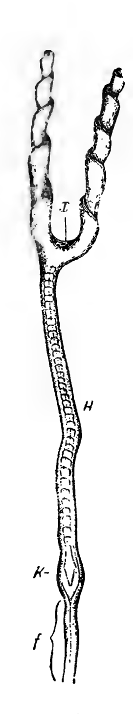


Рис. 15. *Genlisea ornata*

Отдельный трубчатый лист в увеличенном виде. *f* — ножка, *K* — мешочек, *H* — шейка, или труба, *x* — входное отверстие шейки.

моядных. По строению ловчего аппарата их можно рассматривать как переходную ступень к тому типу, который достигает наивысшего развития в семействах Nepenthaceae и Cephalotaceae.

Наилучше изучен вид *Genlisea ornata*, к которому и относится дальнейшее описание. Это наземное растение, обитающее во влажных ме-

стах, состоит из укороченного стебля, густо усаженного листьями и переходящего вверху в цветоносный побег (см. рис. 14). Корней, как и у пузырчатки, нет. Листья двух родов. Одни — обычные зеленые, лопатовидной формы — находятся в воздухе, другие — трубчатые — внедряются в почву и служат для укрепления растения и в то же время для ловли мелких насекомых, рачков и других животных, обитающих во влажной почве. Они заслуживают более подробного описания.

Во взрослом состоянии каждый трубчатый лист состоит из ножки (рис. 15, *f*), сидящего на ней полого расширения, или мешочка (*K*), который кверху переходит в полую же шейку, или трубку (*H*), и двух боковых долек, представляющих собой продолговатые пластинки, сложенные вдоль по всей длине так, что края их почти соприкасаются, и закрученные в винтовую спираль.

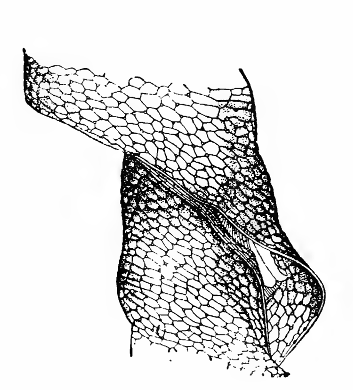


Рис. 16. *Genlisea ornata*
Часть боковой дольки трубчатого листа с двумя (белыми) опорными клетками. Вид снаружи.

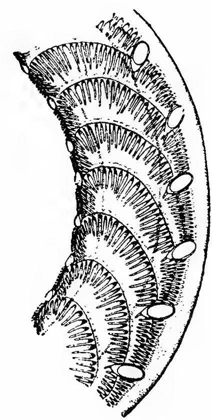


Рис. 17. *Genlisea ornata*
Часть боковой дольки трубчатого листа в развернутом состоянии. Объяснение см. в тексте.

Шейка и боковые спиральные дольки листа с их внутренними полостями представляют собою каналы, ведущие в полость мешочка. Шейка имеет самостоятельное входное отверстие (рис. 15, *x*), расположенное в развилке, между основаниями боковых долек; кроме того, ее полость непосредственно соединяется с полостями обеих долек. Края этих последних, как было уже указано, почти соприкасаются, однако никогда не прилегают вплотную один к другому: между ними остается узенькая щель. По всей длине этой щели, на небольшом расстоянии друг от друга находятся небольшие вздутые одноклеточные волоски, или «опорные клетки», расположенные таким образом, что опорная клетка одной стороны плотно соприкасается с соответствующей клеткой противоположной стороны, не позволяя краям листа смыкаться и в то же время сообщая определенную ширину щели между ними (см. рис. 16 и 17).

Таким образом, обе спиральные дольки трубчатого листа по всей длине снабжены непрерывной цепью щелевидных отверстий, обращен-

ных во все стороны и, следовательно, отовсюду гостеприимно открывающих вход внутрь листа различным мелким животным. Для привлечения их служит слизь, выделяемая железками такого же типа, как у Utricularia.

Что ловчий аппарат Genlisea рассчитан только на очень мелких животных, об этом свидетельствуют его размеры: у двух измеренных Гёбелем трубчатых листьев внутренний диаметр мешочка равнялся 0,5 и 0,85 мм, а диаметр полости в шейке — соответственно 0,2 и 0,29 мм. Животное таких размеров, если бы оно могло проникнуть внутрь листа, образовало бы там пробку и тем самым лишило бы лист возможности дальше ловить добычу. В действительности, однако, этого никогда не бывает, так как входные отверстия всюду имеют одинаковую крайне незначительную ширину.

Вся внутренняя поверхность трубчатых листьев, за исключением полости мешочка, густо усажена довольно длинными заостренными волосками, причем всюду эти волоски расположены по принципу верши, т. е. направлены своими верхушками в одну сторону — к мешочку, образуя острый угол со стенками листа. В шейке эти волоски сидят кольцами (см. рис. 18 и 19), в боковых дольках — спиральными рядами. Благодаря такому их расположению, насекомое, попавшее внутрь, вынуждено двигаться в нем только в одном направлении — к мешочку и лишено возможности когда-либо выбраться наружу.

Кроме волосков, внутренний эпидермис трубчатых листьев несет также большое количество железок, выделяющих слизь и поглощающих продукты разложения или переваривания пойманной добычи. Эти последние особенно многочисленны внутри мешочка (см. рис. 20), где они сидят группами над окончаниями проводящих пучков.

Судя по всему, что мы знаем о переваривании животных другими представителями сем. Lentibulariaceae, можно думать, что трубчатые листья Genlisea выделяют протеолитические и др. ферменты. Однако ближе процесс переваривания добычи у этого растения еще не изучен.

BYBLIDACEAE. — *Род Byblis.* — Из двух видов этого мало изученного рода больше сведений имеется о *Byblis gigantea.* Листья этого растения достигают в длину 10—20 см. Они линейные, слегка трехгранные, с булавовидными утолщениями на концах (см. рис. 21). Они несут железки двух родов, очень напоминающие железки Pinguicula: одни на очень длинных одноклеточных ножках с плоскими головками, состоящими из 32—50 радиально расположенных клеток; другие — сидячие, с головкой из 8—16 клеток и с очень короткой, но широкой клеткой-ножкой. Первые настолько длинны, что могут быть названы волосками, и служат только для ловли насекомых, прилипающих к липкой поверхности их головок. Вторые выделяют пищеварительный сок и поглощают продукты переваривания. И те, и другие расположены правильными продольными рядами на дне особых желобков, которые имеют такую глубину, что сидячие железки нигде (за исключением булавовидного утолщения) не выступают над поверхностью эпидермиса.

Пойманное насекомое, стремясь освободиться, пригибает тонкие ловчие волоски и приходит в соприкосновение с сидячими железками. Выделяемый этими последними секрет заполняет собою желобки, что, очевидно, способствует как процессу переваривания, так, в особенности, поглощению растворимых продуктов гидролиза.

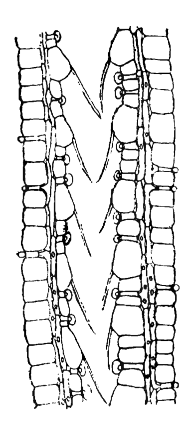


Рис. 18. *Genlisea ornata*
Продольный разрез через шейку трубчатого листа (увеличено в 85 раз).

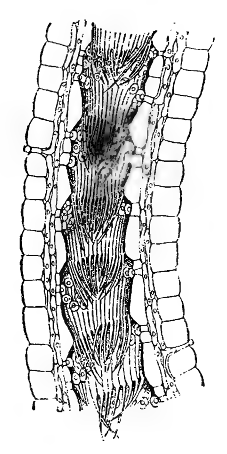


Рис. 19. *Genlisea ornata*
Часть шейки трубчатого листа, разрезанной вдоль. Вид изнутри.

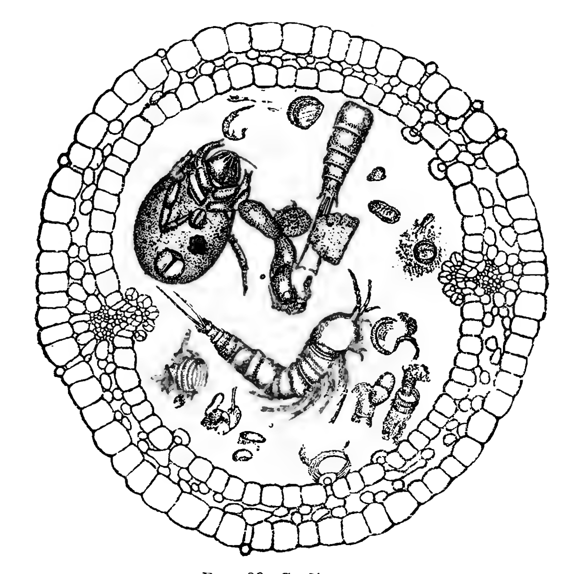


Рис. 20. *Genlisea ornata*
Поперечный разрез через мешочек (*K* на рис. 15) трубчатого листа с содержащейся в нем добычей.

Лист. *B. gigantea* имеет в среднем 32—42 желобка с железками, причем на 1 мм длины каждого желобка приходится от 7 до 11 сидячих железок и 1—2 ловчих волоска. Отсюда легко вычислить, что одно растение, несущее 30 листьев длиною около 20 см каждый, обладает железистым аппаратом, состоящим приблизительно из 350 000 ловчих волосков и 1 500 000—2 000 000 сидячих железок.

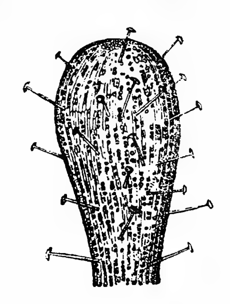


Рис. 21. *Byblis gigantea*
Утолщенный конец листа с длинными ловчими волосками и с многочисленными сидячими железками, расположенными в продольные ряды.

Roridulaceae. — *Род Roridula.** — К этому роду, который изучен еще меньше, чем Byblis, принадлежат два южноафриканских вида. Внешне эти растения несколько напоминают описанный ниже Drosophyllum, ввиду чего, а также на основании некоторого сходства в строении железок, их и относили вначале к семейству Droseraceae. Линейные заостренные на концах листья густо покрыты многоклеточными волосками различных размеров (рис. 22—23). Верхушки их утолщены и представляют собой железки, выделяющие клейкую слизь, к которой и прилипают насекомые. От щупалец Drosera и Drosophyllum эти образования отличаются тем, что ножки их состоят только из паренхимных клеток и не содержат ни сосудов, ни трахеид.

Sarraceniaceae. — Три рода, которые относятся к этому семейству, — Sarracenia, Darlingtonia и Heliamphora, — имеют столь много

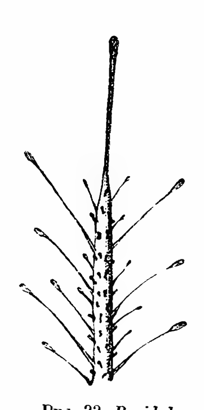


Рис. 22. *Roridula gorgonias*
Верхушка листа со «щупальцами».

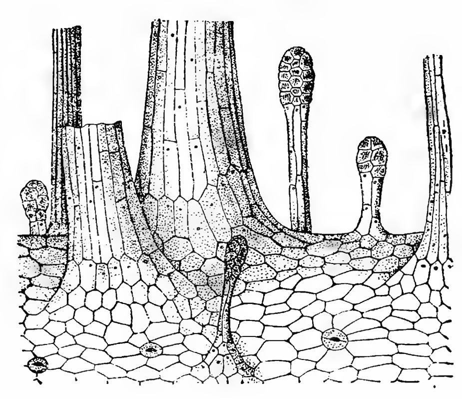


Рис. 23. *Roridula gorgonias*
Часть поверхности края листа с покрывающими его железистыми «щупальцами», из которых полностью видны только самые короткие.

общего, что нет надобности рассматривать их отдельно. Обитатели влажных лесов и гор Северной и Южной Америки, эти растения принадлежат к числу самых крупных представителей группы насекомоядных.

* По Ллойду (Lloyd, 1942), Roridula не относится к насекомоядным растениям.

Все они обладают ползучими корневищами, густо усаженными листьями, а у Darlingtonia и Heliamphora дающими, кроме того, и побеги. Листья обычно все превращены в урны, служащие для ловли насекомых. С общим габитусом этих растений можно познакомиться по рисунку 24, а внешний вид их листьев изображен на рис. 25 (1, 2, 3.) и 26. У самых

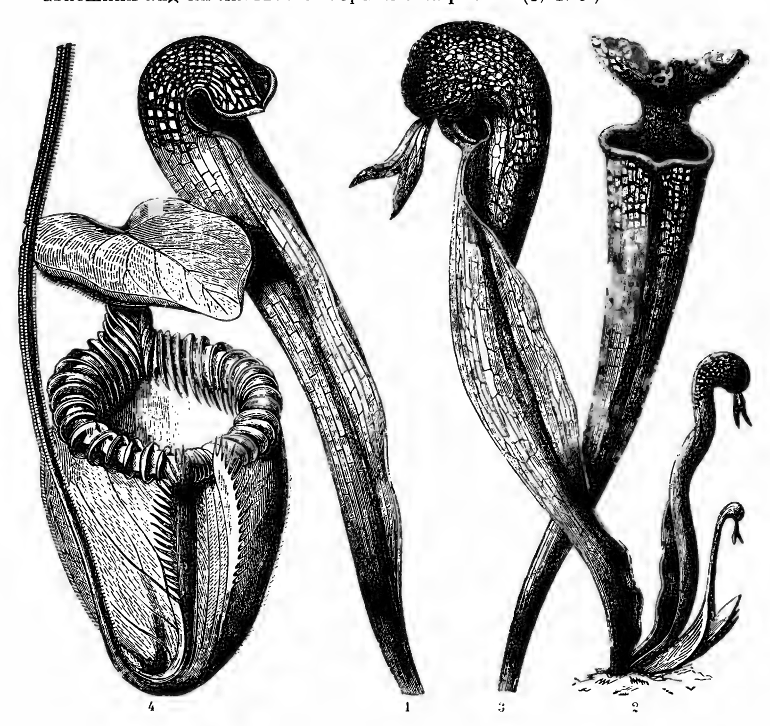


Рис. 25. Формы листьев-урн у Sarraceniceae и Nepenthaceae
1 — *Sarracenia psittacina*, 2 — *Darlingtonia californica*, 3 — *Sarracenia Drummondii*, 4 — урна Nepenthes.

мелких представителей этого семейства, например, у *Sarracenia psittacina*, длина листьев-урн достигает 10 см, у наиболее крупных —75 см (*Sar. flava*, рис. 26) и даже 1 метра (*Darlingtonia californica*, рис. 25, 2).

Как было уже указано раньше, ловушки Sarraceniaceae устроены по типу «ловчей ямы». Листья их всегда снабжены более или менее широким отверстием, через которое могут проникать внутрь как мелкие, так и довольно крупные животные. Обычно над входным отверстием расположен пластинчатый вырост, защищающий внутреннюю полость от дождя. Только у *Sarracenia purpurea*, у которой листья находятся в горизонтальном положении (см. рис. 24), и у Heliamphora этот вырост не играет роли «дождевого зонтика». Кроме того, урны Sarraceniaceae

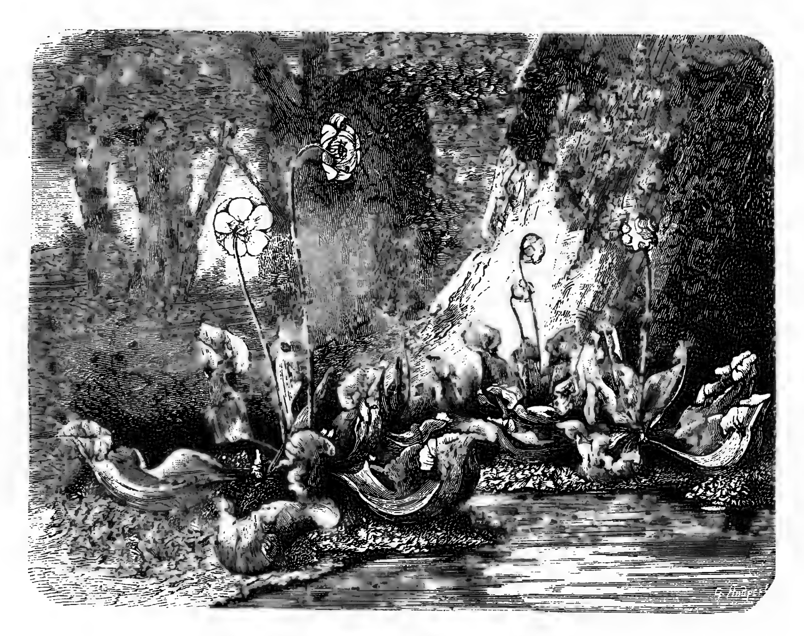


Рис. 24. *Sarracenia purpurea.*

часто снабжены продольными выступами, в виде ребер (см. рис. 25), которые увеличивают их прочность и в то же время направляют ползающих насекомых к входному отверстию.

Добыча Sarraceniaceae состоит не только из ползающих, но и из летающих насекомых. Приманкой для них служит прежде всего яркая расцветка урн, в особенности около входных отверстий. У Darlingtonia здесь имеется еще особый придаток

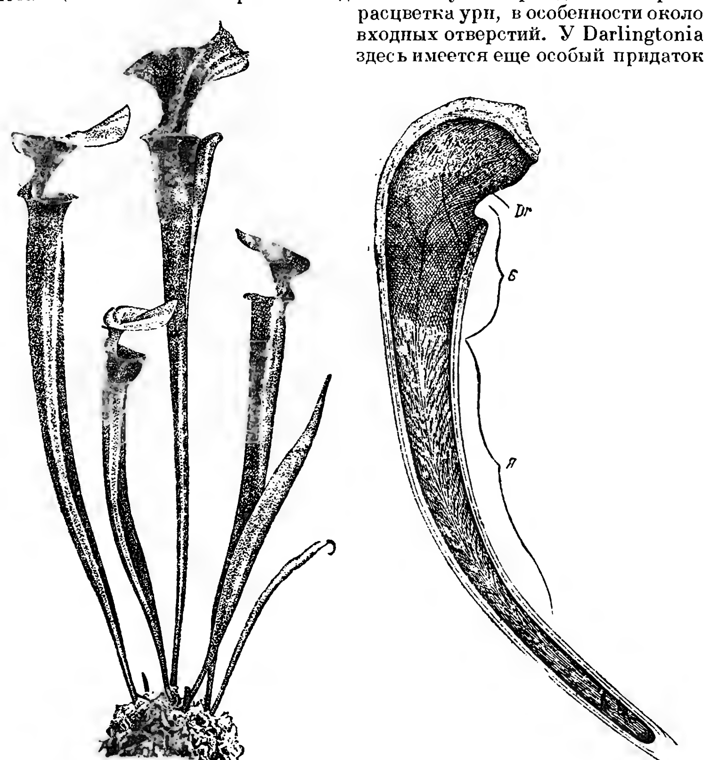


Рис. 26. *Sarracenia flava.*

Рис. 27. Разрезанный вдоль молодой лист *Sarracenia psittacina*

Dr — железистая зона, *G* — скользкая зона, *R* — часть, покрытая волосками.

в виде раздвоенного язычка (рис. 25,2). Кроме того, внутренняя поверхность «зонтика» и самой урны возле отверстия всегда несет множество железок-нектарников, выделяющих густую сладкую жидкость, до которой особенно падки муравьи, мухи и др. насекомые (рис. 27, *Dr*). Привлекаемые этим выделением, насекомые заползают внутрь урны и сразу же попадают на «скользкую зону», находящуюся в непосредственной близости от входного отверстия (рис. 27, *G*). Она покрыта черепицеобразно расположенными клетками эпидермиса, из которых каждая снабжена направленным вниз

заостренным выступом (см. рис. 28). Насекомому здесь не за что зацепиться своими ножками, и оно неизбежно срывается и падает вниз, попадая в следующую зону (рис. 27, *R*), поверхность которой усеяна более длинными волосками, также направленными косо вниз и допускающими движение только в сторону дна урны. Продвигаясь в этом направлении, животное, в конце концов, попадает в последний, нижний отдел, стенки которого покрыты гладким эпидермисом. По Феннеру (1904), его клетки обладают способностью, по крайней мере у некоторых Sarraceniaceae, выделять пищеварительные энзимы и антисептическое вещество. Они же, по мнению этого исследователя, выполняют функцию поглощающей ткани, всасывая продукты переваривания (или разложения) пойманной добычи. Здесь всегда содержится некоторое количество жидкости, выделяемой, несомненно, самим растением.

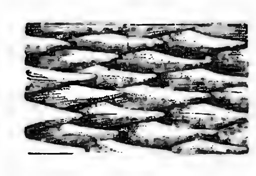




Рис. 28. Волоски на внутренней поверхности урны ***Sarracenia flava***
Внизу — вид в разрезе, вверху — с поверхности.

Гёбель (1893) относит Sarraceniaceae к растениям, не выделяющим пищеварительных ферментов, но в то же время отмечает, что находящиеся в нижней части урны насекомые, разлагаясь, не издают гнилостного запаха, хотя в окружающей их жидкости всегда присутствуют бесчисленные бактерии. Вопрос, очевидно, нуждается в дополнительных исследованиях. Однако, как бы он ни был решен, не подлежит сомнению, что по развитию ловчего аппарата Sarraceniaceae стоят на более низкой ступени, чем представители следующего семейства — Nepenthaceae: об этом свидетельствуют как малые размеры «пищеварительной полости», так, в особенности, отсутствие в ней специальных выделительных и поглощающих железок. Количество попадающих в ловушки насекомых очень велико, но, повидимому, не все они делаются добычей растения: по наблюдениям Гёбеля, птицы часто пользуются урнами Sarraceniaceae как кормушками, без труда добывая себе из них обильную пищу.

Nepenthaceae. — Все представители этого семейства, относящиеся к единственному роду Nepenthes, — обитатели влажных тропических лесов. Это очень крупные растения. Большинство из них обладает подземным корневищем, от которого отходят вверх длинные и тонкие побеги, взбирающиеся на десятки метров вверх по стволам и ветвям соседних деревьев, как типичные лазящие растения. Есть среди них и настоящие эпифиты.

Наиболее замечательный орган у всех Nepenthaceae — это их листья. Обычно каждый взрослый лист состоит из трех частей, выполняющих различные функции. Основная часть, имеющая вид широкой зеленой пластинки, служит для ассимиляции; средняя, длинная и нитевидная, наделена контактной чувствительностью и является органом, с помощью которого растение лазит, обвивая ветви деревьев; она может быть названа, следовательно, усиком; наконец верхушечная часть, превращенная в урну, служит для ловли и переваривания насекомых, а также для поглощения растворенных составных частей их тела (рис. 29).

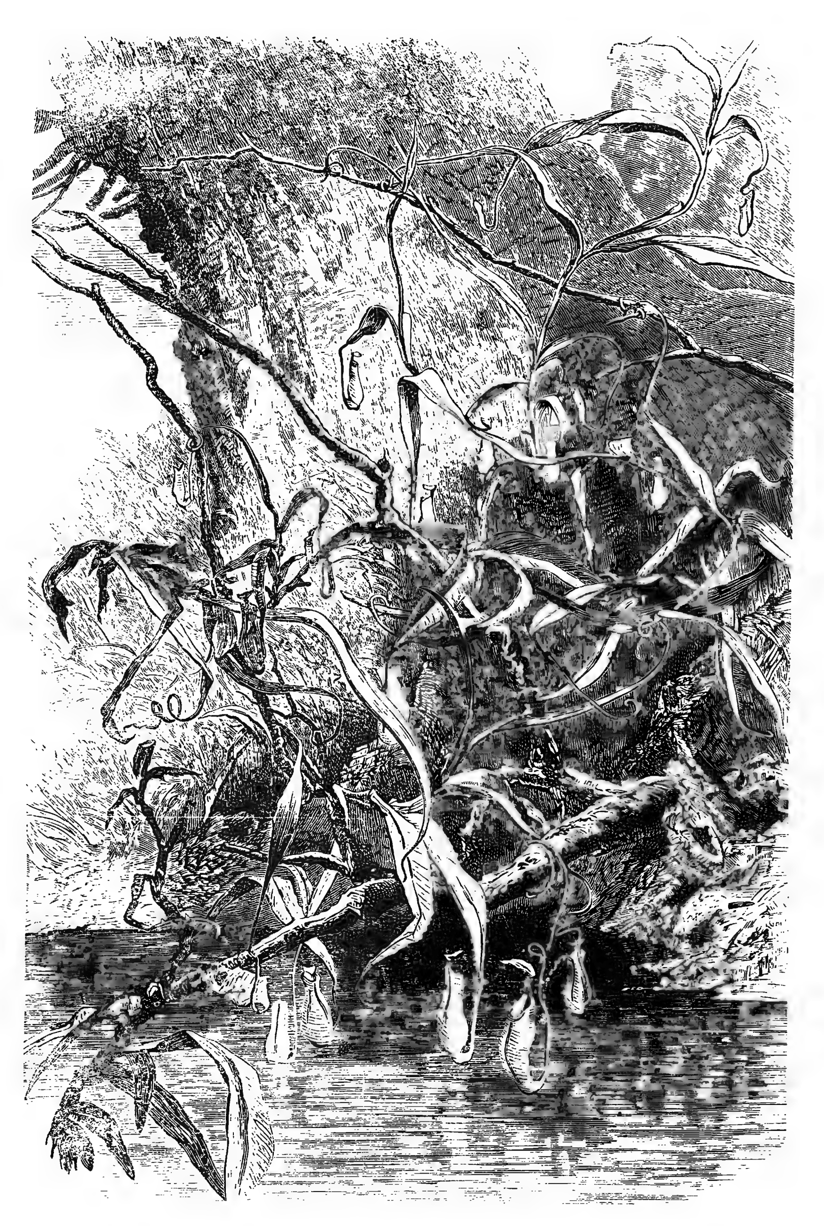


Рис. 29. *Nepenthes distillatoria*

Между последними двумя частями у многих непентесов существует замечательная корреляция, впервые открытая Саксом. Оказалось, что урны обычно достигают нормальных размеров только на тех листьях, которым удалось обвить какую-либо подпорку. Таким образом, хотя эти органы (урны) закладываются на очень ранней стадии развития листа, однако для дальнейшего роста им необходим некоторый стимул со стороны укрепившегося около подпорки усика. Согласно современным воззрениям на рост и развитие растений, сущность этого явления заключается, по всей вероятности, в том, что из тканей усика в клетки зачатка урны передается какое-то вещество, побуждающее их к росту.

Урны у различных видов Nepenthes имеют не одинаковые размеры: длина их колеблется от 5 см (*N. ampullaria*) до 30 см (*N. Rajah*), ширина достигает иногда 12 см. У эпифитных и лазящих форм урны, свисая между ветвями и листьями деревьев и издали бросаясь в глаза благо-

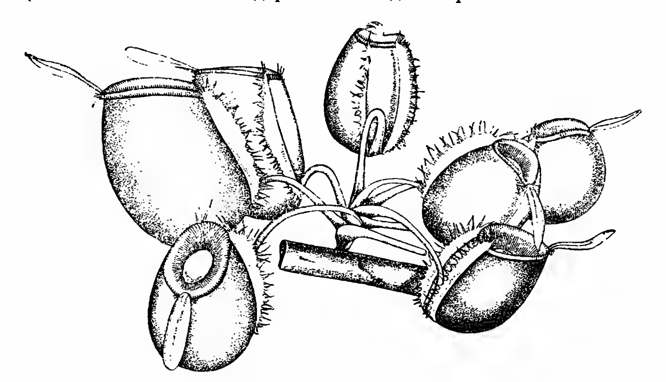


Рис. 30. Наземные урны *Nepenthes ampullaria*

даря своей яркой расцветке, живо напоминают гигантские цветы, — яркокрасные, матово-белые, зеленые с пурпурными пятнами и т. п. О форме и внешнем виде их дают понятие рис. 25 (4) и 29.

У некоторых видов, кроме «воздушных» урн, имеются еще и «наземные», лежащие на поверхности почвы (*N. ampullaria*) или даже скрытые в ней так, что наружу выставляются только их входные отверстия (*N. melamphora*). Для ползающих по земле насекомых такие незаметные снаружи ловушки представляют собой настоящие «волчьи ямы». Несущие их листья обычно имеют более простое строение (см. рис. 30).

По своему устройству урны непентесов очень напоминают аналогичные образования Sarraceniaceae, представляя в то же время несомненный шаг вперед в отношении некоторых организационных особенностей. Возле входного отверстия имеется зонтик, защищающий внутренность урны от дождя. У *N. bicalcarata* (о. Борнео) он снабжен несколькими острыми и длинными шипами, расположенными так, что они преграждают доступ внутрь урны птицам и мелким млекопитающим (например, *Tarsius spectrum*), посещающим различные виды Nepenthes с целью попользоваться заключенными в урнах насекомыми. На внутренней (нижней) поверхности зонтика всегда находятся желез-

ки-нектарники, выделяющие сладкий сок — приманку для насекомых. Такие же железки, только более крупных размеров, расположены и на внутренней поверхности «воротничка» (см. рис. 25, 4), — плотного кольцевидного образования, с выступами в виде ребер и загнутыми внутрь шипами. Воротничок представляет собою хорошую защиту для нектарников как от дождя, так и от повреждения животными. Однако назначение его заключается не только в этом. Он придает всей верхней части урны значительную прочность; кроме того, его наружная поверхность настолько скользка, что насекомые, лазящие по ней в поисках меда, обычно срываются и падают внутрь.

Внутренняя сторона стенок урны в части, непосредственно прилегающей к воротничку, также отличается необыкновенно гладкой, как бы полированной поверхностью, нередко покрытой восковым налетом, и не несет никаких железок. Заползающие в эту зону насекомые не могут на ней удержаться и соскальзывают в глубь урны, где их ожидает неизбежная гибель. Стенки нижней, наиболее существенной части всего аппарата на всем своем протяжении сплошь усажены многоклеточными железками, которые одновременно выполняют функцию и выделения, и поглощения (рис. 31, 32). Как показывает рис. 32, эти железки сидят в особых углублениях, или нишах, обращенных своими отверстиями вниз; благодаря такому их строению насекомые, попавшие в эту часть урны, лишены возможности выкарабкаться из нее, чего они могли бы достигнуть, если бы верхние края железок не были прикрыты выступами.

Рис. 31. Разрезанная вдоль подземная урна *Nepenthes melamphora*

В нижней части внутренняя поверхность урны густо усеяна железками.

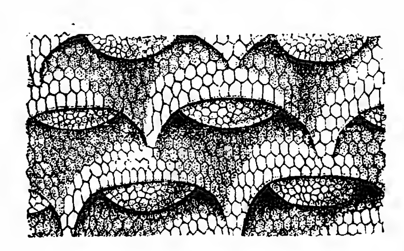


Рис. 32. *Nepenthes Rafflesiana*

Часть внутренней стороны стенки урны с пищеварительными железками. Над каждой из них выступ в виде свода.

Железистая часть урны всегда содержит большее или меньшее количество жидкости. Если ее удалить, то спустя короткое время даже при полном отсутствии осадков она снова появляется. Отсюда следует, что жидкость эта выделяется самим растением, хотя, конечно, не исключена возможность, что в естественных условиях внутрь урны иногда попадает и дождевая вода.

Некоторые исследователи (Дюбуа, Тишуткин и др.) придерживались того взгляда, что Nepenthes не обладает способностью выделять ферменты, расщепляющие белковые и др. сложные органические соединения пойманных насекомых, и что разложение этих веществ происходит исключительно благодаря деятельности гнилостных бактерий. Однако Гёбель, Феннер и др. рядом убедительных опытов показали, что этот взгляд не верен. В настоящее время можно считать твердо установленным, что железки, покрывающие стенки урн Nepenthes в их нижней части, выделяют протеолитический фермент и муравьиную кислоту. Кислота здесь не только содействует работе фермента, по своим свойствам близкого к пепсину, но и играет роль антисептического вещества. Под влиянием этих веществ белки, содержащиеся в теле насекомых, быстро расщепляются, переходя в пептоны и другие более простые, легко растворимые соединения, которые поглощаются теми же железками, а затем по сосудистой системе отводятся в другие органы растения. В стенках урн имеется сильно развитая сеть проводящих пучков, которые дают ответвления к каждой железке. Очевидно, по этим же пучкам сюда подается вода, необходимая для пополнения запаса жидкости в урнах. Гёбель полагает даже, что по энергии переваривания белковых и др. веществ Nepenthaceae превосходят все остальные насекомоядные растения. Замечательно, что сухое насекомое, помещенное на сухую поверхность железистой части урны, не вызывает выделения переваривающего сока; но если то же насекомое увлажнено жидкостью из урны, то немедленно начинается выделение фермента и кислоты из железок, и спустя 5—8 часов от животного остаются только не поддающиеся перевариванию хитиновые покровы. Очевидно, что при попытках насекомых, плавающих в жидкости, выбраться из урны, это обстоятельство должно ускорять их гибель и переваривание.



Рис. 33. *Cephalotus follicularis*

Cephalotaceae. — Единственный представитель этого семейства *Cephalotus follicularis* встречается в болотистых местностях Зап. Австралии. Как видно из рис. 33, это растение обладает листьями двух родов, собранными в прикорневую розетку: верхние — обычного типа, зеле-

ные, эллиптической формы с хорошо развитыми черешками, и нижние, превращенные в урны. Урны Cephalotus на первый взгляд представляют значительное сходство с урнами Nepenthes, отличаясь от них меньшими размерами: самые крупные из них не превышают в длину 4—5 см. Они также снабжены зонтиком и воротничком, а с боков несут несколько продольных лентовидных выступов. Яркая пурпурная окраска делает их очень заметными. Особенно бросается в глаза нижняя поверхность зонтика, испещренная белыми пятнами по пурпурно-красному полю. По внутреннему устройству, однако, урны Cephalotus более напоминают аналогичные образования Sarraceniaceae. Воротничок, снабженный загнутыми внутрь шиповидными выростами, продолжается довольно далеко в глубь урны, образуя здесь на некотором расстоянии от края выступ в виде карниза (рис. 34). Вся внутренняя поверхность и часть стенок урны, прилегающая к карнизу, а также нижняя сторона зонтика покрыты клетками с направленными вниз остриями, как у Sarracenia, и поэтому очень скользки. В нижней части урны находится жидкость, а стенки здесь несут большое количество многоклеточных погруженных в ткань железок, отделенных от окружающих тканей опробковелыми оболочками и не сообщающихся с проводящими пучками. Назначение их неизвестно. На дне урны имеются два ярко окрашенных пятна с особенно крупными железками. Нектарников в урнах Cephalotus нет. Какие-то вещества, привлекающие мелких насекомых (например, клещей), повидимому, все же выделяются.

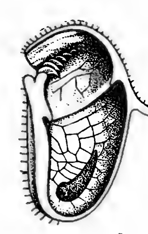


Рис. 34. *Cephalotus follicularis* Молодой, разрезанный вдоль лист. Вид изнутри.

По Гёбелю, Cephalotus лишен способности выделять пищеварительные энзимы. Расщепление сложных органических соединений происходит, по опытам этого исследователя, исключительно благодаря работе бактерий, в большом количестве населяющих жидкость в урнах. Однако глубокого распада белковых веществ с образованием дурно пахнущих продуктов, характерных для типичного гниения, здесь не бывает. Причиною этого, по мнению Гёбеля, является выделение особого вещества, угнетающего деятельность гнилостных микробов. Раствор пептона, введенный в урну, не загнивает. Таким образом, растение здесь как бы регулирует микробиологические процессы, направляя их в сторону образования полезных для него продуктов.

Droseraceae. — *Drosophyllum.* — Единственный вид — *Dr. lusitanicum* — встречается только на Пиренейском полуострове и в Марокко на сухих каменистых и песчаных местах. Это небольшой полукустарник (см. рис. 35 и 36) с деревянистым стеблем, хорошо развитой корневой системой и с длинными узкими листьями, выпуклыми снизу, вогнутыми сверху. Вся нижняя поверхность и края листьев густо усажены железками. Их два рода: одни стебельчатые, на довольно длинных ножках, другие — сидячие. И у тех и у других собственно-железистая ткань состоит из двух рядов крупных паренхимных клеток. Характерною особенностью их являются выступы на внутренней стороне оболочек, в виде неполных перегородок, которые делят клетку на ряд углублений, или ниш, заполненных протоплазмой. По мнению Габерландта (1906), они служат для увеличения выделяющей и поглощающей поверхности железок. Кутикула этих клеток пронизана тончайшими порами, что также облегчает их секреторную и поглотительную работу.

Все железки находятся в непосредственном контакте с ответвлениями проводящих пучков (рис. 37). Кроме того, по данным Феннера, они соединены друг с другом непрерывной сетью очень длинных и узких клеточек с густой протоплазмой, которые этот исследователь считает специальным приспособлением для передачи раздражений — примитивным аналогом нервной системы.

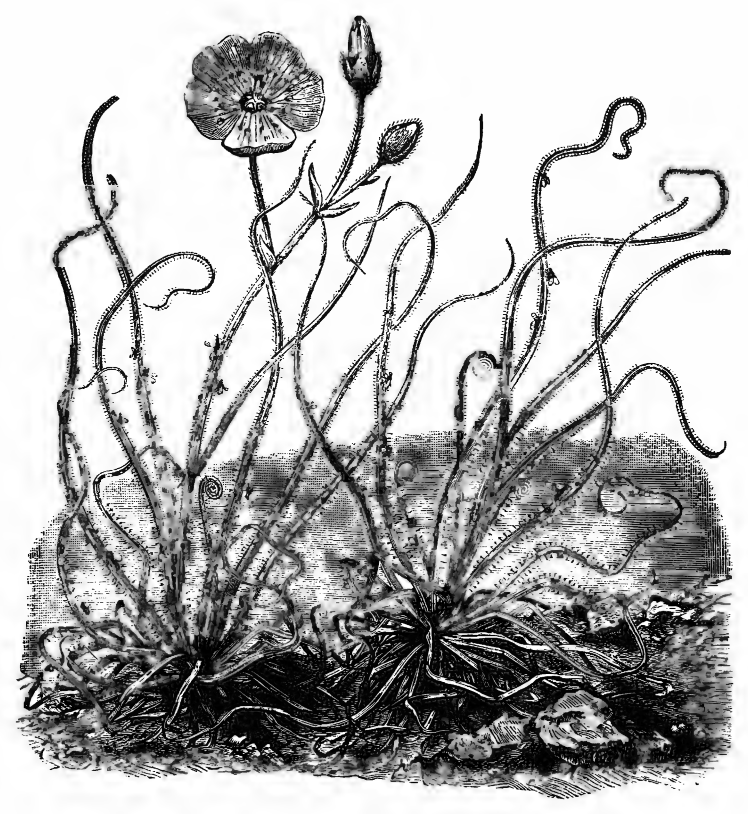


Рис. 35. *Drosophyllum lusitanicum*

Головки железок, снабженных ножками, всегда покрыты прозрачным густым выделением, к которому прилипают насекомые, привлекаемые, повидимому, медвяным запахом листьев. Выделение это настолько липко, что даже крупные и сильные насекомые, вроде оводов или цикад, севшие на лист, скоро обессиливают в попытках освободиться и задыхаются, покрытые слизью.

Секрет стебельчатых волосков всегда имеет кислую реакцию вследствие присутствия в нем муравьиной кислоты; однако протеолитических и других энзимов, он, повидимому, совсем не содержит или содержит очень мало. Выделение пищеварительных энзимов — функция сидячих железок. Их секреторная деятельность пробуждается под влиянием раздражения, передаваемого из стебельчатых железок, поймавших добычу. Кислое выделение этих последних, попадая на поверхность сидячих железок (что легко может случиться благодаря движениям пойманного насекомого), также вызывает или усиливает секрецию пищеварительного сока. Переваривающая сила его очень велика, и, по Гёбелю, одно растение средней величины в течение дня успешно справляется с добычей, состоящей из нескольких сотен мух и других насекомых.

Рис. 36. *Drosophyllum lusitanicum*
Отдельный лист с прилипшими к нему насекомыми.

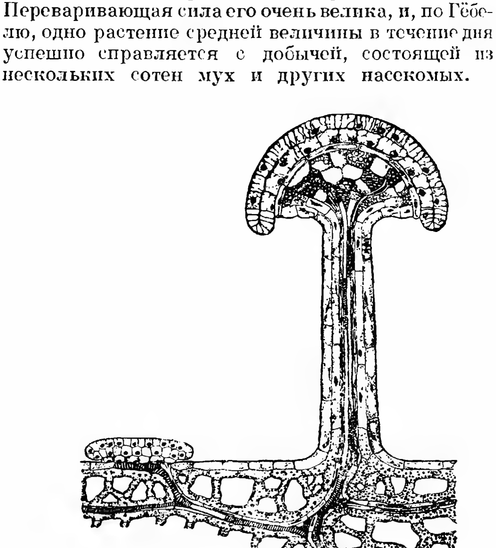


Рис. 37. *Drosophyllum lusitanicum*
Часть поперечного разреза через лист с одной сидячей и одной стебельчатой железками. Видны разветвления проводящих пучков, состоящие из сосудов и вытянутых живых клеток.

Способностью к поглощению наделены, повидимому, железки обоих родов, и этот процесс сопровождается помутнением содержимого железистых клеток вследствие временного отложения в них капелек жира и других продуктов.

Drosera (росянка). — Среди всех насекомоядных растений росянки, несомненно, изучены наилучше. Особенно много ценных сведений об этих растениях мы получили благодаря исследованиям Ч. Дарвина,

посвятившего две трети своей книги опытам с *Drosera rotundifolia.* Это растение, — наиболее распространенного представителя всех европейских видов, — мы и будем, главным образом, иметь в виду в дальнейшем изложении. Впрочем, отличия между многочисленными видами этого рода не настолько существенны с физиологической и экологической точек зрения, чтобы на них стоило останавливаться.

Росянка круглолистная — маленькое травянистое растение (рис. 38) со слабо развитой корневой системой и розеткой прикорневых листьев, из центра которой в период цветения выступают длинные цветоносы. Обычное местообитание этого растения — торфяные болота, где оно, несмотря на свои незначительные размеры, легко может быть обнаружено благодаря крайне своеобразному внешнему виду листьев. Снабженные длинными черешками, эти листья имеют маленькие круглые пластинки, немного более 0,5 см в поперечнике. Вся верхняя сторона и края пластинок густо усажены булавовидными волосками или щупальцами, которые по своему строению очень напоминают аналогичные образования у Drosophyllum: утолщенная верхушка состоит, главным образом, из железистых клеток; ножка содержит, кроме паренхимы, проводящие элементы, примыкающие вплотную к железистой ткани. Щупальца, расположенные в центральной части пластинки, коротки и стоят перпендикулярно к ее поверхности; краевые — значительно длиннее и вытянуты в плоскости пластинки или даже отогнуты несколько вниз; у первых головка имеет радиально-симметричное строение, т. е. железистые клетки покрывают ее равномерно со всех сторон; у вторых — железка, в виде подушечки овальной формы, лежит в ложечкообразном расширении на морфологически-верхней стороне щупальца. Об этих различиях дают понятие рис. 39 и 40.



Рис. 38. *A. Drosera rotundifolia* L.— *B. Drosera intermedia* Hayne.— *C. Drosera anglica* Huds.

На верхушках щупалец всегда находятся блестящие капли густой,

чрезвычайно липкой слизи, которую выделяют железки. Внешнее сходство этих капель с росой дало повод назвать растение росянкой. Привлекаемые блеском и запахом выделения железок, а также красным (от антоциана) цветом щупалец, насекомые садятся (или заползают) на листья и прилипают к железкам.

До сих пор все идет так же, как у Drosophyllum. В дальнейшем у Drosera происходят гораздо более сложные явления.

Пойманное насекомое, стремясь освободиться, энергично движется и при этом неизбежно царапает и трет своими конечностями поверхность железок. Это чисто механическое воздействие является толчком к ряду физиологических изменений в щупальцах. Если пользоваться общепринятой терминологией, заимствованной из физиологии органов чувств и двигательного аппарата животных, то можно сказать, что клетки железок воспринимают это трение и царапание их поверхности как механическое раздражение и приходят в состояние «возбуждения».

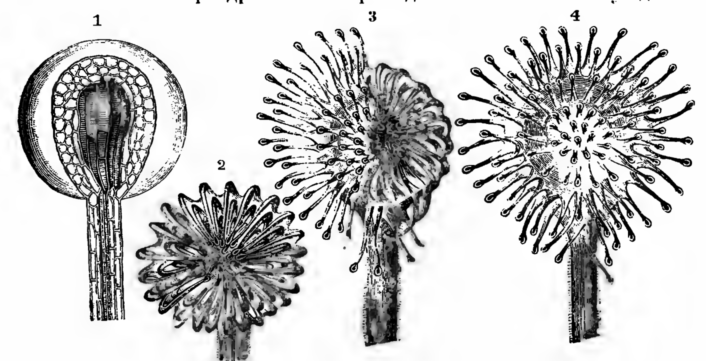


Рис. 39. *Drosera rotundifolia*

1. Железка одного из центральных щупалец с каплей выделения на ней. — 2. Лист, у которого все щупальца пригнулись к середине. — 3. Лист, у которого половина всех щупалец пригнулась к пойманной добыче. — 4. Открытый лист.

Под возбуждением следует понимать некоторое измененное (по сравнению с обычным) состояние цитоплазмы раздражаемых клеток, сущность которого ближе неизвестна. Из клеток железки оно передается дальше, в ножку щупальца, и, достигнув ее основания, вызывает здесь двигательную реакцию в форме изгиба. При очень сильных раздражениях возбуждение передается еще дальше, в пластинку листа и в соседние щупальца, и побуждает их также двигаться. По своему направлению все эти движения не беспорядочны, а всегда определенным образом ориентированы относительно места, откуда исходит раздражение, и, несомненно, «целесообразны». Целесообразность выражается в том, что в результате всех движений, производимых щупальцами и пластинкой листа, пойманное насекомое приходит в соприкосновение с большим числом железок, которые обволакивают его своим кислым, содержащим энзимы выделением и начинают переваривать. Если, например, насекомое прилипло к одному или нескольким крайним щупальцам, то они нагибаются к центру листа до тех пор, пока не приведут добычу

в соприкосновение с расположенными здесь короткими щупальцами. Если пойманное насекомое находится между центральными и крайними щупальцами, то соседние, не затронутые насекомым щупальца, которые могут его достать по своему положению и по длине, со всех сторон пригибаются к месту, где находится добыча, и прижимают к ней свои железки. При очень сильном раздражении, например, когда поймано крупное животное, изгибается и пластинка листа (рис. 41). В таких случаях в переваривании добычи принимают участие железки всех щупалец листа. Вообще число щупалец, принимающих участие в обхватывании пойманного насекомого, до известной степени соразмеряется с его величиной и с энергией движений, совершаемых им при попытках освободиться.

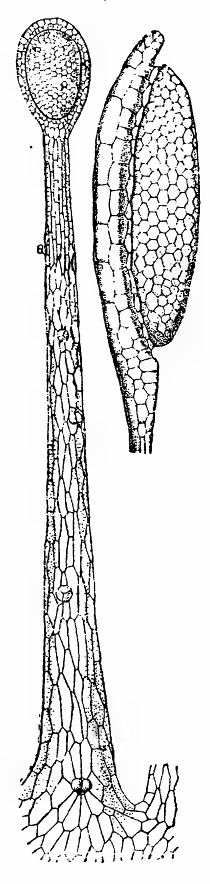


Рис. 40. *Drosera rotundifolia*

Слева — одно из боковых щупалец. Справа — железистая головка его, вид сбоку.

Скорость, с которой совершаются эти движения, по сравнению с другими аналогичными движениями (изгибами) различных органов высших растений, довольно значительна: при повторных прикосновениях к головке щупальца изгиб становится заметным уже через 10—20 секунд; красвым щупальцам при благоприятных условиях достаточно 10—20 минут, чтобы прижаться железкой к центральной части листа.

Следует иметь в виду, что одного механического раздражения (давлением, трением, царапанием и т. д.) недостаточно, чтобы вызвать упомянутые выше сильные и длительные изгибы щупалец. Такая реакция наблюдается только в тех случаях, когда за механическим следует химическое раздражение, вызываемое веществами, диффундирующими из тела пойманного насекомого. Чисто механическое раздражение, причиняемое, например, кусочками сухого листа или стебля, занесенными ветром на щупальца, сопровождается только слабыми и кратковременными изгибами их, что, конечно, также представляет вполне целесообразное приспособление, избавляющее растение от бесполезной траты энергии. Чисто химические раздражители действуют на щупальца росянки вообще значительно сильнее, чем механические, и могут вызвать энергичную реакцию без всякого участия этих последних, например, если поместить на железку каплю слабого раствора углекислого или фосфорнокислого аммония.

Способностью воспринимать механические и химические раздражения обладают только клетки железок, реакция же на эти раздражения, в форме определенных движений, происходит в клетках ножек тех же или даже других щупалец. Эти замечательные факты, впервые с полной очевидностью доказавшие возможность передачи возбуждения по растительным тканям, были установлены Ч. Дарвином и впоследствии несомненно помогли ему

сделать другое, еще более замечательное открытие, касающееся передачи возбуждения при фототропических и геотропических движениях высших растений.*

Клетки железок росянки наделены необычайно тонкой чувствительностью. Опыты Дарвина показали, что заметная реакция щупальца наступает уже под влиянием механического раздражения, вызываемого давлением на железку отрезка волоска, весящего всего только 0,000822 мг. Не менее тонка чувствительность этого органа и к хи-

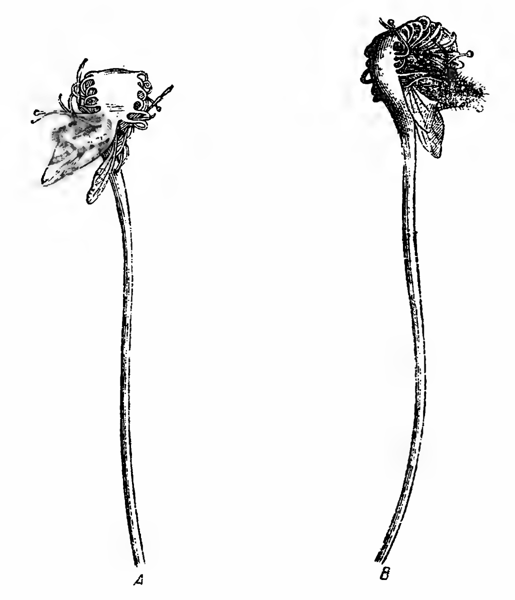


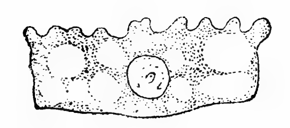
Рис. 41. *Drosera longifolia*
Лист, поймавший большую муху и загнувшийся над нею.
Вид спереди и сбоку. Увелич. около 2 раз.

мическим раздражениям: достаточно нанести на поверхность железки каплю раствора, содержащую 0,000423 мг фосфорнокислого аммония, чтобы получить заметный эффект. Эти данные вызывали вполне законное изумление Дарвина. Такая высокая чувствительность, превосходящая чувствительность органов чувств высших животных, особенно по отношению к химическим раздражителям, казалась для того времени совершенно неожиданной и мало вероятной. Это было одной из причин, почему Дарвин не спешил с опубликованием своих результатов и много раз повторял опыты с росянкой в различных вариантах.

Необычайно тонкая чувствительность железистых клеток росянки к механическим и химическим раздражениям находит себе известное отражение и в анатомическом их строении. Габерландт (1901) пока-

* См. вступительную статью к VIII тому наст. издания.

зал, что наружная оболочка этих клеток, покрытая, как и у Drosophyllum, пористой, легко проницаемой кутикулой, изнутри снабжена, кроме того, большим числом мельчайших углублений или пор. Протоплазма клетки, проникая в эти углубления, образует здесь выросты или сосочки (рис. 42), отделенные от внешнего мира только очень тонкой пленочкой. Так как точно такие же поры еще раньше были найдены у чувствительных к прикосновению усиков Lagenaria и др. тыквенных и так как в то же время их нет в железистых клетках Drosophyllum, то Габерландт не без основания считает их специальным приспособлением для увеличения контактной чувствительности. Кроме «чувствительных пор», в клетках железок росянки так же, как и у Drosophyllum, имеются неполные перегородки, делящие их полость на ряд «ниш» и значительно увеличивающие наружную поверхность протоплазмы.



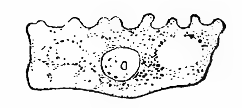


Рис. 42. *Drosera rotundifolia*
Изолированные протопласты железистых клеток одного из щупалец листовой пластинки после набухания оболочек в слабой серной кислоте. На верхней стороне их виден ряд протоплазматических выступов, которые в неповрежденных клетках заполняют поры наружных оболочек. Увелич. ок. 900 раз.

Пригибание щупалец к добыче не единственное и не самое важное следствие раздражения, вызываемого пойманным насекомым. Другая, более существенная реакция заключается в том, что железки, пришедшие в соприкосновение с добычей, немедленно начинают изливать на нее обильное выделение, содержащее протеолитический фермент и муравьиную кислоту. Впрочем, это последнее соединение у некоторых видов Drosera содержится уже в выделении, покрывающем нераздраженные, покоящиеся железки; у других оно появляется в секрете под влиянием чисто механического раздражения.

Выделяемая железками муравьиная кислота выполняет несколько различных функций. Во-первых, она является веществом, косвенно стимулирующим выделение пищеварительного сока: действуя на тело пойманного насекомого, муравьиная кислота извлекает из него небольшое количество белковых соединений, а эти последние, поступая в клетки железок, вызывают образование и выделение протеазы. Во-вторых, муравьиная кислота, действуя отравляюще на пойманное насекомое, ускоряет его гибель. В-третьих, она препятствует развитию гнилостных бактерий и, в-четвертых, содействует работе протеолитического фермента, который близок к пепсину и, следовательно, может вызывать гидролитическое расщепление белков только в кислой среде.

Переваривание добычи продолжается от одного до нескольких дней, в зависимости от ее размеров и от состояния листа. Продукты переваривания всасываются, главным образом, теми же железками, которые выделяют пищеварительный сок. Некоторое участие в этом процессе, повидимому, принимают также мелкие сидячие железки, покрывающие поверхность листа и ножки щупалец. *

* Следует отметить, что Цандер (1924) обнаружил на цветоножках у *Drosera capensis* и *Dr. spathulata* небольшие железки, состоящие из тонкого стебелька и 20-клеточной головки, выделение которых, по опытам этого автора, обладает способностью переваривать куриный белок.

По окончании переваривания и поглощения лист раскрывается и щупальца разгибаются, приходя в нормальное положение. Поверхность железок некоторое время после этого остается сухой, так что ветер легко сдувает оставшиеся на ней непереваренные части насекомого. Затем снова появляются капельки липкого выделения, и лист готов к поимке новой добычи.

Дарвин при своих исследованиях над росянкой пытался глубже проникнуть в сущность тех физиологических изменений, которые про-

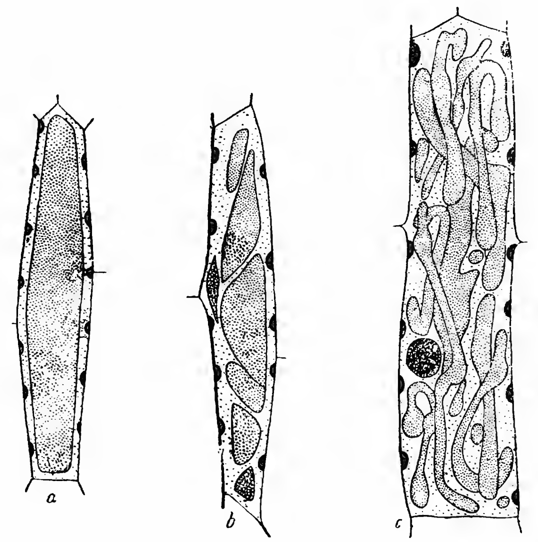


Рис. 43. Аггрегация в клетках эпидермиса щупалец *Drosera rotundifolia*

a — клетка в нераздраженном состоянии; *b* — начало дробления вакуоли; *c* — клетка, вакуоля которой распалась на множество отдельных нитевидных вакуолек.

исходят в железках и ножках щупалец под влиянием различных раздражений и в связи с процессом переваривания добычи. При этом им было открыто замечательное явление, которое он подробно описал в своей работе под названием «аггрегации».

В неповрежденном щупальце аггрегация является следствием механического или химического раздражения железки, начинается в ее клетках и оттуда распространяется вниз по ножке. Ее можно вызвать и в отрезках щупальца, отделенных от железки, если подействовать на них слабым раствором какой-либо соли аммония, пептоном, мясным экстрактом и т. п. В клетках эпидермиса таких отрезков удобнее всего (благодаря их прозрачности) наблюдать это явление. В нормальном, не возбужденном состоянии эти клетки содержат одну большую центральную вакуолю, наполненную клеточным соком яркокрасного цвета (рис. 43, *a*). Как было уже упомянуто, такая окраска объясняется при-

сутствием антоциана. Под влиянием раздражения центральная вакуоля сокращается и распадается на отдельные вакуольки более мелких размеров, число которых постепенно увеличивается и которые в конце концов принимают форму неправильно изогнутых и местами утолщенных колбасовидных или нитевидных тел (рис.43, *b*, *c*). Аггрегация обратима, и с течением времени клетка возвращается в свое первоначальное состояние.

Ч. Дарвин совершенно правильно отметил тесную связь аггрегации с передачей раздражения вдоль щупальца. Эти его указания, до сих пор в достаточной степени не оцененные, заслуживают большого внимания и побуждают к дальнейшим исследованиям. Следует, однако, иметь в виду, что данные Дарвина, относящиеся к этому явлению, не свободны от некоторых ошибок и неточностей. Нитевидные тельца, возникшие вследствие дробления вакуоли, он считал «комочками протоплазмы». Кроме того, под понятие аггрегации Дарвин подводил и другое явление, не имеющее ничего общего с дроблением вакуоли, а именно образование зернышек различных размеров в протоплазме и в клеточном соке под влиянием действия на клетку некоторых веществ, а также в связи с процессом переваривания и поглощения составных частей тела пойманного насекомого. Гёбель (1893) предложил называть это явление, в отличие от аггрегации, грануляцией.

За семьдесят с лишком лет, истекшие со времени открытия аггрегации Дарвином, опубликовано довольно много работ, посвященных этому интересному явлению. Несмотря на это, вопрос о ближайших клеточно-физиологических его причинах, так же как и о связи его с процессом передачи возбуждения и с двигательной реакцией щупалец росянки остается открытым. Не подлежит, однако, сомнению, что аггрегация является выражением каких-то глубоких и резких изменений в физикохимическом состоянии протоплазмы. Значительное увеличение поверхности соприкосновения ее с клеточным соком в результате дробления вакуоли может быть следствием и электрофизиологических процессов, и образования каких-либо поверхностно-активных соединений.

Из новейших работ, посвященных аггрегации, заслуживает упоминания исследование Цёлинг (1929), которая показала, что кусочки щупальца росянки, вырезанные из ножки и пролежавшие несколько дней в 12% растворе тростникового сахара, при последующем прибавлении мясного экстракта не дают аггрегации. Но если их погрузить на некоторое время в вытяжку, приготовленную из железистых головок тех же щупалец, то они снова приобретают способность реагировать на действие мясного экстракта аггрегацией. Такое же действие, как и вытяжка из железок, оказывают ортофосфаты K и Na и аминокислоты (особенно аспарагиновая кислота, аспарагин и аланин) в концентрации 0,08% — 0,5%, а также слюна (содержащая, как известно, ортофосфаты). Отсюда можно заключить, что явление аггрегации, по всей вероятности, связано с распространением из железок вдоль щупалец какого-то вещества.

Эти интересные данные, конечно, не решают вопроса о причинах аггрегации, но, как нам кажется, намечают пути для дальнейших исследований в этой области. *

* Дарвин продолжал интересоваться явлениями аггрегации и грануляции в течение всей своей дальнейшей жизни. Особенно большое внимание он уделял действию, которое оказывают на клеточное содержимое соли аммония. Уже после его смерти в Журнале Линнеевского общества были опубликованы две его небольшие

В последнее время много внимания уделялось также тем изменениям, которые происходят в протоплазме и ядре клеток железки и соседних с ними клеток ножки под влиянием раздражения и в связи с ферментативными явлениями. Аггрегация, несомненно, сопровождается некоторым увеличением объема протоплазмы и сокращением объема вакуоли: часть содержащейся в этой последней воды переходит в цитоплазму. Однако при этом, повидимому, меняется не только содержание воды, но и химический состав протоплазмы: по данным Дюфренуа (1927), она становится из базофильной — эозинофильной, т. е. начинает лучше краситься эозином, чем основными красками. Около ядра появляются окруженные протоплазмой зернышки, которые представляют собой, по всей вероятности, продукты усиленного обмена веществ.

Особенно интересны изменения, которым подвергается ядро. В начале аггрегации оно заметно увеличивается в объеме, но затем начинает сокращаться. При этом в нем сильно возрастает количество хроматина, принимающего, в конце концов, форму довольно крупных



Рис. 44. *Drosera rotundifolia*

Ядра в клетках железки листа с прогрессирующими изменениями структуры, связанными с процессом выделения пищеварительных ферментов.

тел — прохромосом. Одновременно сильно уменьшается, а иногда и совсем исчезает ядрышко, и становится почти незаметной ядерная оболочка. Получаются картины, очень напоминающие стадию профазы при кариокинетическом делении (рис. 44).

Все эти изменения обратимы, и ядро, а также и протоплазма возвращаются в свое первоначальное состояние, когда прекращается аггрегация. Эти наблюдения заставляют предполагать, что образование и выделение ферментов, необходимых для переваривания добычи, тесно связаны с жизнедеятельностью ядра (Konopka, 1930).

Что касается характера выделяемого фермента, то необходимо отметить, что, по новейшим данным (Okahara, 1931; Holter и Lindelström — Lang, 1933), у Drosera, как и у Nepenthes, энзимы, выделяемые наружу железками, относятся к той же группе, к какой принадлежат так называемые эктоэнзимы животных, т. е. энзимы, действующие вне клеток, в кишечном тракте.

Dionaea. — Единственный принадлежащий к этому роду вид — *Dionaea muscipula* (венерина мухоловка) встречается только в штате Каролина в США, в болотистых местах. Так же, как и Drosera, это растение состоит из розетки прикорневых листьев, сидящих на коротком

статьи, посвященные вопросу о действии углекислого аммония на клетки корней некоторых растений и на хлорофилловые зерна. Обе эти посмертные работы Дарвина первые переведены на русский язык для настоящего издания и помещены в конце этого тома. Они замечательны не только по богатству содержащихся в них фактических данных, которые, несомненно, заслуживают дальнейшей разработки. Они представляют интерес еще и потому, что в них Дарвин впервые выступает перед нами в роли цитолога-микроскописта, обнаруживая и в этой области, несмотря на свой преклонный возраст, тонкую наблюдательность и блестящий талант экспериментатора.

корневище. Длинный цветонос увенчивается довольно крупными белыми цветами (рис. 45).

Несмотря на ограниченный ареал распространения, это насекомоядное растение широко известно, так как упоминается во всех учебниках ботаники. Наиболее замечательной особенностью его являются листья, состоящие из длинного черешка, снабженного по бокам двумя зелеными выростами, имеющими довольно большую поверхность, и из листовой пластинки, отделенной от широкой части черешка резким сужением. Обе половины пластинки в состоянии покоя наклонены

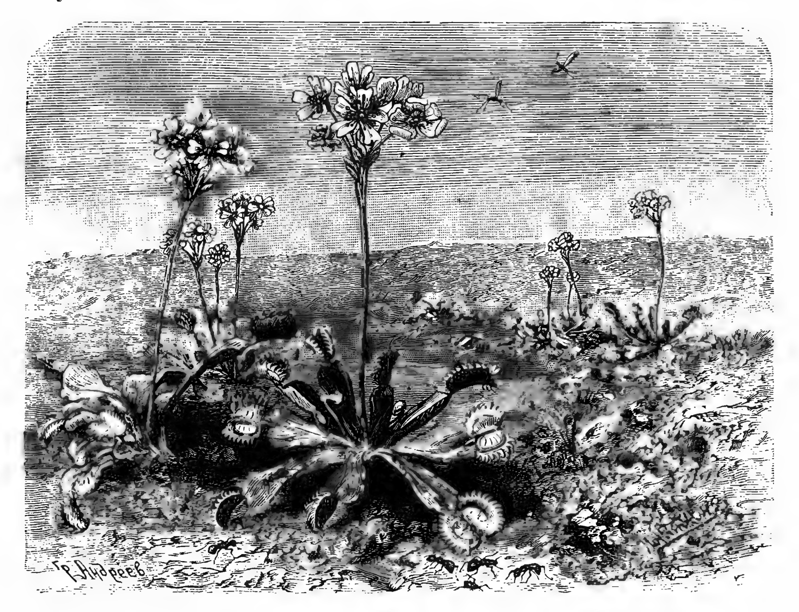


Рис. 45. *Dionaea muscipula*

одна к другой под углом в 60—90°. По краям, за исключением небольших участков возле средней жилко, они усажены крепкими и длинными зубцами, загнутыми нескольки внутрь. Кроме того, на верхней поверхности обеих половинок листа, по обе стороны от средней жилки находится по три довольно длинных чувствительных волоска. Строение этих волосков весьма своеобразно. Нижняя часть их представляет собой нечто вроде невысокого постамента (рис. 46), на котором сидит длинная верхняя часть. Эти две части отделены одна от другой группой сплющенных опробковелых клеток, к которым снизу примыкает пояс крупных клеток эпидермиса с довольно густой протоплазмой. Наружные стенки этих последних утолщены всюду, за исключением средней части, вследствие чего здесь на волоске имеется углубление в виде желобка и образуется нечто вроде сочленения. Верхняя часть

волоска состоит из длинных толстостенных клеток. При прикосновении к волоску эта часть, благодаря своей прочности, остается прямой и только как рычаг передает механическое действие прикосновения в нижнюю часть, где и происходит изгиб. Особенно сильной деформации подвергаются, конечно, клетки эпидермиса около желобка. Эта деформация и является «раздражением», распространяющимся затем по листовой пластинке и вызывающим в ее клетках, расположенных возле средней жилки, двигательную реакцию которая выражается в том, что обе половинки листа довольно быстро, иногда почти мгновенно захлопываются.

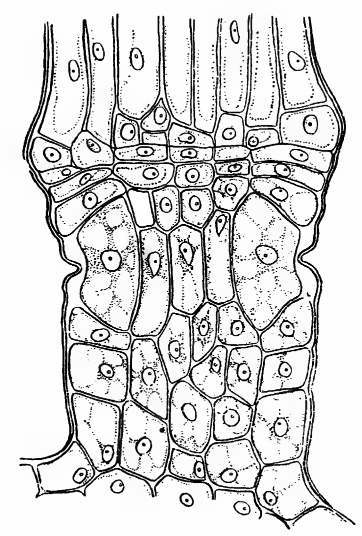


Рис. 46. *Dionaea muscipula*
Продольный разрез через базальную часть чувствительной щетинки листа. Увелич. ок. 440 раз.

Механизм этого движения ближе пока не изучен. Судя по другим аналогичным явлениям, можно думать, что он сводится к быстрому изменению проницаемости протоплазмы, а также к резкому падению тургора клеток на верхней стороне листа, по бокам главной жилки.

Если раздражение вызвано насекомым, заползшим на поверхность листа, то лист, приходя в движение, захватывает животное своими двумя половинками. При этом зубцы на краях одной половинки заходят как раз в промежутки между зубцами другой, и получается нечто вроде решетки, через которую могут ускользнуть только очень мелкие насекомые, а крупная и, следовательно, более ценная для растения добыча уйти не может.

Верхняя сторона листа густо покрыта сидячими железками, очень напоминающими по своему строению такие же железки Drosophyllum. После поимки насекомого они начинают обильно выделять сок, содержащий протеолитический фермент и муравьиную кислоту. Они же поглощают продукты переваривания.

Движение, вызванное прикосновением к волоскам, отличается быстротой, но не приводит к полному смыканию половинок листа: между ними остается довольно значительное свободное пространство. Вещества, извлекаемые железками из тела насекомого, являются источником химического раздражения, вызывающего дальнейшее движение, которое происходит значительно медленнее первого, но прекращается только тогда, когда листовые пластинки сомкнутся вплотную и крепко зажмут пойманную добычу.

Весьма вероятно, что это движение совершается, как и у Drosera, под влиянием каких-то веществ, распространяющихся из железок по тканям листа к месту, где происходит двигательная реакция, т. е. к главной жилке. Однако это предположение совершенно неприменимо к «передаче возбуждения», вызванного прикосновением к чувст-

вительным волоскам, ввиду значительной скорости разыгрывающихся при этом процессов. По всей вероятности, в этом последнем случае распространение двигательного стимула связано с передачей электрической энергии. Исследования Бердон-Сандерсона, Мунка и др. дей-

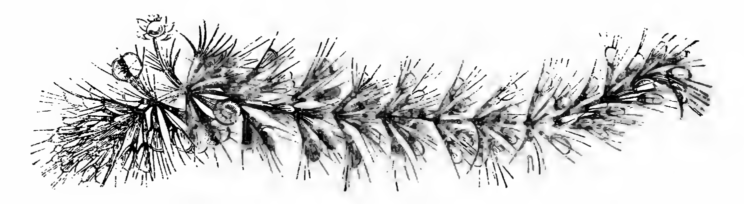


Рис. 47. *Aldrovanda vesiculosa*

ствительно показали, что в листе Dionaea при раздражении происходят электрофизиологические явления, чрезвычайно напоминающие те, которые наблюдаются при передаче возбуждения в нервно-мышечном аппарате животных.

Aldrovanda.—Единственный вид — *Aldrovanda vesiculosa* — водное растение, по своему общему габитусу чрезвычайно напоминающее утрикулярию (рис. 47), а по строению листьев— венерину мухоловку.

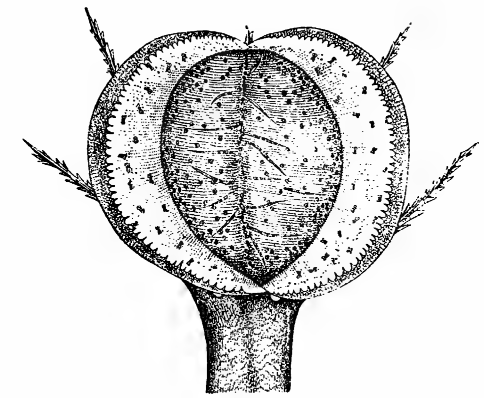


Рис. 48. *Aldrovanda vesiculosa*
Верхняя часть листа в открытом состоянии. Объяснение в тексте. Увелич. прибл. в 18 раз.

Так же, как утрикулярия, альдрованда совершенно лишена корней и с наступлением холодов образует на концах побегов зимующие почки, которые падают на дно водоема, а весною прорастают и всплывают наверх. Это сходство — яркий пример конвергенции признаков, вызванной одинаковыми внешними условиями жизни. Сходство с пузырчаткой дополняется еще тем, что листья альдрованды в закрытом состоянии (а таких всегда большинство) имеют форму пузырьков. Отсюда и видовое название *vesiculosa* («пузырчатая»).

Листья расположены мутовками, по 8—9 в каждой, и снабжены широкими листообразными черешками, суженными возле листовой пластинки и несущими несколько длинных щетинок. Листовая пластинка состоит из двух полукруглых половинок, в открытом состоянии наклоненных одна к другой под углом около 60° (рис. 48). Они образованы в

самой толстой центральной части всего тремя рядами клеток, а по краям — даже одним. Проводящая система редуцирована до одной главной жилки. В эту упрощенную анатомическую структуру, характерную для листьев большинства водных растений, вносится, однако, ряд существенных усложнений, связанных с основной функцией листа альдрованды — служить аппаратом для ловли мелких животных. Край листовой пластинки загнут внутрь и усажен многочисленными направленными в ту же сторону заостренными одноклеточными волосками (см. рис. 48). Далее следует довольно широкая плоская зона, покрытая четырехлопастными железками, выделяющими слизь — приманку для рачков и др. животных. Наконец, внутренняя часть пластинки, расположенная возле главной жилки и заметно вогнутая с верхней стороны, несет здесь множество округлых сидячих железок, сосредоточенных, главным образом, по краям этой зоны и над жилкой. По своему строению и по функциям эти железки вполне соответствуют аналогичным образованиям у Dionaea.

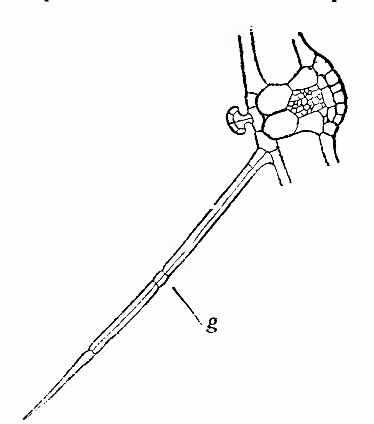


Рис. 49. *Aldrovanda vesiculosa*
Поперечный разрез через среднюю жилку листа с одной чувствительной щетинкой. Увелич. ок. 140 раз.

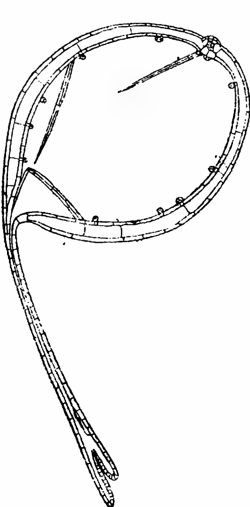


Рис. 50. *Aldrovanda vesiculosa*
Поперечный разрез листа в закрытом состоянии. Объяснение в тексте.

На той же центральной части листа, ближе к жилке, находится довольно большое число чувствительных волосков. Они построены проще, чем у Dionaea (рис. 49), но также имеют сочленение (*g*). Здесь оно состоит всего из 2—4 сплошь тонкостенных клеток, в которых локализуется механическая деформация при прикосновении к верхней части волоска, выполняющей, как и у Dionaea, только роль рычага.

Добычей альдрованды служат большей частью мелкие ракообразные, плавающие обыкновенно стайками. Задевая чувствительные волоски, они вызывают закрывание листа, которое, однако, происходит здесь медленнее, чем у Dionaea, и сначала приостанавливается, как только сблизятся друг с другом зазубренные края листовых полови-

нок. При повторных раздражениях со стороны животных, попавших в западню и продолжающих еще некоторое время там плавать, лист закрывается плотнее, пока его плоские края совсем не сомкнутся, как изображено (в разрезе) на рис. 50. Центральная часть его, однако, и в таком положении образует полость, вследствие вогнутости обеих половинок в этом месте.

Замечательно, что вскоре после того, как лист окончательно замкнулся, вода начинает исчезать из его полости и постепенно заменяется воздухом. Исчезновение воды объясняется всасывающей работой железок, а появление воздуха, по всей вероятности, связано с процессом фотосинтеза в окружающих зеленых клетках, которые на свету выделяют кислород. Дольше всего вода сохраняется в углублениях возле жилки и у сомкнутых плоских краев. Здесь, конечно, собираются и все пойманные животные. Таким образом, распределение на листе пищеварительных железок, сосредоточенных, как мы видели, главным образом, в тех же местах, представляется вполне целесообразным.

Воздух, скопляющийся внутри «пузырьков», оказывая давление на стенки полости, повидимому помогает листу открыться по окончании переваривания и поглощения добычи. Часто, впрочем, в этом не представляется надобности, так как многие листья ограничиваются одним уловом за всю свою жизнь и вскоре после этого отмирают. Быстрое образование новых листьев вполне компенсирует эту убыль. Ловят животных, главным образом, молодые листья — двух-четырех верхних мутовок. Они же отличаются и особенной энергией движений.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЗНАЧЕНИЕ НАСЕКОМОЯДНОСТИ У РАСТЕНИЙ

С точки зрения теории Дарвина происхождение и развитие замечательных приспособлений, наблюдаемых у насекомоядных растений, может быть понято только в том случае, если эти приспособления дают растениям какие-либо преимущества в борьбе за существование. Поэтому вопрос о происхождении насекомоядности тесно связан с вопросом о ее биологическом значении. С этого последнего мы и начнем заключительную главу нашего обзора.

Все рассмотренные нами насекомоядные растения обладают органами, необходимыми для нормального питания, свойственного зеленым растениям обычного типа: они содержат хлорофилл и могут ассимилировать углекислоту воздуха (или воды); * для поглощения воды и минеральных солей у них имеется более или менее развитая корневая система. Правда, у представителей этой группы, обитающих в воде (Utricularia, Aldrovanda), корней нет, но эта особенность свойственна и всем другим свободно плавающим водным растениям, у которых воду вместе с необходимыми для питания солями поглощают сильно рассеченные листья.

* Костычев (1922) в исследовании, посвященном фотосинтезу *Drosera rotundifolia* и *Pinguicula vulgaris*, установил, что листья этих растений ассимилируют углекислоту не менее энергично, чем листья других растений. Он отмечает также, что бледная окраска, свойственная листьям многих насекомоядных, «не имеет существенного значения, так как количество хлорофилла никогда не бывает фактором, ограничивающим фотосинтез: хлорофилл находится в избытке даже в наиболее бледно окрашенных им листьях». Наконец, в той же работе Костычев показал, что азотистые вещества, извлекаемые насекомоядными растениями из пойманной ими добычи, значительно увеличивают фотосинтез.

Если насекомоядные растения могут питаться нормально, то возникает вопрос, в какой мере им необходим дополнительный источник питания в виде веществ, извлекаемых из тела пойманных животных. Действительно ли эти вещества усиливают рост и развитие вегетативных и репродуктивных органов насекомоядных растений?

Работа Ч. Дарвина дала толчок к целому ряду попыток экспериментально решить этот вопрос (Келлерман и фон Раумер, 1878; Фр. Дарвин, 1878; Бюсген, 1883 и др.). Объектами исследования были, главным образом, росянка и пузырчатка. Приведем несколько данных, относящихся к этим растениям.

Бюсген (1883) культивировал пузырчатку в чистой воде, где она не имела возможности получать животную пищу, и параллельно в такой же воде, но с добавлением дафний, которые в большом количестве попадались в пузырьки. Спустя некоторое время растения первой группы (контрольные) сильно отстали в росте и развитии от вторых (кормившихся дафниями). В одном только отношении они опередили эти последние: у них значительно раньше началось образование зимующих почек. Но ранний переход в состояние зимнего покоя у водных растений (Myriophyllum и др.), если он не связан с понижением температуры среды, бывает обычно следствием голодания. Таким образом, и это наблюдение позволяет сделать вывод, что контрольные растения (в чистой воде) не могли покрыть всей своей потребности в питательных веществах, не имея возможности ловить добычу.

Гораздо обстоятельнее исследована в этом отношении росянка. Все упомянутые выше авторы ставили с ней опыты и все они пришли к выводу, что при подкармливании растений мелкими насекомыми (обычно пользовались для этой цели тлей) они развиваются несравненно лучше, чем без подкорма. Приведем заимствованные у Бюсгена (1883) цифровые данные, характеризующие (в процентах) относительное развитие соцветий, плодов и семян у различных экземпляров Drosera rotundifolia: числа слева в каждом столбце относятся к растениям, получавшим животную пищу в течение всего вегетационного периода, числа справа (100) — к растениям, питавшимся все это время только за счет углекислоты воздуха и минеральных солей. Вверху указаны фамилии авторов, которым принадлежат соответствующие опыты.

	Келлерман и фон Раумер	Фр. Дарвин	Бюсген
Число соцветий . . .	152:100	165:100	300:100
Число коробочек . .	174:100	194:100	533:100
Общий вес семян . .	205:100	380:100	—

Числа, полученные Бюсгеном, значительно выше, чем у других названных тут исследователей. Это объясняется тем, что он выращивал свои растения не из перезимовавших почек, как они, а из семян. Вес сухого вещества 14 растений, получавших животную пищу, к концу опыта, по Бюсгену, составлял 0,352 г, вес такого же числа контрольных растений 0,119 г, т. е. почти в 3 раза меньше.

Таким образом, мы видим, что, согласно приведенным данным ряда авторов, питание насекомыми несомненно приносит существенную пользу насекомоядным растениям. Отрицательные результаты, получен-

ные при аналогичных опытах некоторыми другими авторами (напр. Регелем, 1879), объясняются либо тем, что они перекармливали свои растения, доводя их до болезненного состояния, либо тем, что контрольные экземпляры находились у них в более благоприятных условиях, чем опытные. Это имело место, например, в тех случаях, когда контрольные растения с целью изолировать их от насекомых накрывали стеклянным колпаком, а опытные оставляли открытыми. Так как росянка — растение очень влаголюбивое, то экземпляры, находившиеся в более сухом воздухе, страдали и развивались настолько плохо, что им не могло помочь и дополнительное питание.

Опыты, поставленные в лаборатории, конечно, не могут дать полного ответа на вопрос, какое значение имеет насекомоядность в естественных условиях. Чтобы ответить на него, необходимо изучить все особенности местообитания насекомоядных растений и прежде всего выяснить, насколько окружающая среда (в первую очередь, конечно, почва) обеспечивает их необходимыми для нормального питания элементами.

Если мы опять остановимся на наилучше изученной в физиологическом и экологическом отношениях росянке, то увидим, что обычно представители этого рода обитают на влажных болотистых местах, среди сфагновых и др. мхов. Почва в этих местах изобилует гуминовыми кислотами, которые сильно угнетают развитие нитрифицирующих и других бактерий, принимающих участие в круговороте азота. Этим объясняется давно отмеченная бедность болотистых почв азотистыми соединениями, пригодными для питания высших растений. С другой стороны, эти почвы обычно содержат также недостаточное количество минеральных солей, в особенности калия и фосфора.

Слабо развитая корневая система росянки (у *Drosera rotundifolia* она состоит всего из 6—11 неразветвленных придаточных корешков длиною не более 4—5 см), достаточная для снабжения надземных органов водою в условиях большой влажности субстрата, конечно не в состоянии добыть из него необходимое количество азотистых и минеральных соединений. Если теперь принять во внимание, что, по новейшим данным (см. Konopka, 1930), листья росянки извлекают из пойманных ими насекомых в первую очередь N, K, Mg и P, то сам собою напрашивается вывод, что у этого растения (так же как, вероятно, и у большинства других насекомоядных) *способность питаться животной пищей выработалась как своеобразное приспособление к исключительной бедности окружающей среды усвояемыми соединениями азота и минеральными солями.*

В пользу этого заключения говорит и еще один интересный факт. Вместе с росянкой, на тех же болотистых местах, обитает довольно много различных других высших растений, отлично себя чувствующих в этих условиях, хотя они и не имеют никаких приспособлений для ловли насекомых. Оказывается, однако, что у всех у них есть другое приспособление, которое дает им возможность жить на этой скудной почве. Их хорошо развитая корневая система всегда снабжена микоризой, т. е. находится в тесной органической связи с мицелием особых почвенных грибов. Гифы этих последних, оплетая и пронизывая ткани коры корня, не только заменяют им отсутствующие корневые волоски, как аппарат для поглощения воды и минеральных солей, но в то же время снабжают их азотом, который они извлекают из гуминовых соединений почвы, а в некоторых случаях, повидимому, и из воздуха.

Замечательно, что ни одно из насекомоядных растений, в том числе и росянка, микоризой не обладает. Корни *Drosera rotundifolia*, например, густо покрыты на всем своем протяжении длинными перепутанными корневыми волосками, которые с первого взгляда могут быть приняты за микоризу, но не имеют с ней ничего общего. Как правильно указывает Шталь (1900), «насекомоядность и микотрофия, * повидимому, взаимно исключают друг друга».

Таким образом, росянка и другие насекомоядные, эмансипировавшись от почвы в смысле снабжения азотом и минеральными солями и выработав в себе способность извлекать эти вещества из тела пойманных ими животных, вместе с тем избежали конкуренции многочисленных микотрофных растений, обитающих в тех же местах. Это, несомненно, является для них значительным преимуществом в борьбе за существование, которая всегда принимает особо острые формы в условиях среды, крайне бедной питательными веществами.

Все изложенные факты и соображения настолько убедительны, что нельзя не удивляться, почему такой выдающийся исследователь насекомоядных растений, как К. Гёбель (1893), не отрицая, что насекомоядность для этих растений полезна, в то же время утверждает, что она не дает им в борьбе за существование никакого преимущества перед другими растениями, не обладающими способностью питаться животной пищей. Однако эта странная, на первый взгляд, позиция крупного немецкого ботаника становится понятной, если принять во внимание его отрицательное отношение к идее естественного отбора вообще (см. также вступительную статью к VIII тому настоящего издания). Эволюция растительных форм, по его мнению, «есть результат их вещественного состава, с одной стороны, и — в некоторых, по крайней мере, случаях — воздействия внешнего мира, с другой» (Goebel, 1893, S. 210). «Насекомоядными,—говорит он дальше,—рассмотренные нами растения могли бы сделаться, по нашему мнению, и без борьбы за существование, которая должна была бы устранить только некоторое числ менее хорошо вооруженных форм, в особенности среди Lentibulariaceae».

Таким образом, странная позиция Гёбеля, в которой он, впрочем, не имеет сторонников среди других серьезных исследователей, занимавшихся насекомоядными растениями, может служить только иллюстрацией того общего положения, что самые убедительные факты часто приносятся в жертву предвзятой идее.

Если допустить, что в среде, окружавшей растения — предков современных насекомоядных, имелись условия, действовавшие на них в сторону выработки своеобразного комплекса признаков, связанных с ловлей и усвоением животной добычи, то возникает другой вопрос: какие предпосылки для этого имелись в организации самого растения? Другими словами, каковы были те черты организации, которые, не будучи непосредственно связаны с насекомоядностью, могли послужить материалом для работы отбора в этом направлении? Этот вопрос, к сожалению, ни разу не был предметом сколько-нибудь обстоятельного исследования, и для ответа на него у нас имеются только некоторые отрывочные данные, которыми мы здесь и вынуждены ограничиться.

Как мы уже указывали раньше, в организации насекомоядных растений нет ни одной черты, которая была бы свойственна только им и не встречалась бы в той или иной форме и у других растений. Возьмем,

* Растения, обладающие микоризой, называют иногда микотрофными.

например, такую широко распространенную у них особенность, как выделение липкой слизи. Это явление наблюдается у целого ряда растений, далеко отстоящих друг от друга в систематическом отношении и не принадлежащих к группе насекомоядных. Оно отмечено у многих печеночных мхов, папоротников, а из цветковых — в особенности у различных тропических представителей семейства Nyctagineae. Из растений нашей флоры можно указать на смолку (*Lychnis viscaria*), у которой стебель в определенных местах покрыт со всех сторон липким выделением особых железок, и на всем известную петунию *. У этой последней стебель и листья густо покрыты довольно крупными волосками, которые на молодых частях растения несут на своих утолщенных концах блестящие капли клейкого выделения и при рассматривании в лупу чрезвычайно напоминают щупальца росянки. Во всех этих случаях выделение липкого вещества служит, повидимому, средством для защиты растения от насекомых – вредителей: и у смолки, и у петунии (так же как и у многих представителей тропической флоры) легко наблюдать, как, например, муравьи (которые в поисках меда часто прокусывают цветы), мухи и другие насекомые, прилипая к клейкому секрету, теряют силы в тщетных попытках освободиться и, в конце концов, гибнут. Относительно петунии высказывалось даже предположение, что прилипшие насекомые частично используются растением как добавочный источник питательных веществ. Но если это и не так, то во всяком случае легко себе представить, каким путем из растений, вначале выделявших липкое вещество только как средство для защиты от насекомых, постепенно могли выработаться формы, обладающие способностью переваривать и усваивать животную пищу.

Весьма вероятно, что вначале дело ограничивалось поглощением продуктов бактериального распада, но с течением времени в этом процессе стали принимать участие и собственные ферменты растения. Первым шагом в эту сторону, а следовательно и в сторону выработки настоящей насекомоядности, могло быть повреждение железистых клеток растения продуктами гниения, связанное с увеличением проницаемости протоплазмы и с выходом наружу интрацеллюлярных энзимов.

Гораздо труднее наметить последовательные этапы развития других структурных и физиологических особенностей насекомоядных растений, например, приспособлений, наблюдаемых у Sarraceniaceae и Nepenthaceae. Однако и здесь можно указать целый ряд образований, которые сами по себе могли служить исходной точкой для развития этих приспособлений или, по крайней мере, позволяют догадываться о существовании таких исходных форм в историческом прошлом данного вида.

Полые вместилища, образованные листьями и содержащие жидкость, мы встречаем у самых разнообразных представителей растительного царства. Они известны уже у некоторых печеночных мхов, где служат для хранения запаса воды. Мы упоминали о цистернах эпифитных Bromeliaceae, служащих для той же цели. Гёбель указывает, что у эпифитов, живущих в условиях большой влажности, но все же часто испытывающих затруднения в снабжении водою, нередко наблюдаются приспособления, направленные к уменьшению транспирации и к замене ее выделением капельно-жидкой воды (через гидатоды). Эти приспособления иногда принимают такую форму, что выделенная вода, сохраняясь

* Другие примеры см. в гл. XV работы Ч. Дарвина.

некоторое время вне тканей растения, в особых вместилищах, затем вновь ими поглощается. Насекомые, случайно попавшие в эту воду и разлагающиеся в ней под влиянием бактерий, могут так же,как и в случае, рассмотренном нами раньше, дать первый толчок к дальнейшей эволюции в сторону насекомоядности.

Заслуживает внимания, что у некоторых видов Aristolochia мы встречаем цветы в форме миниатюрных урн, чрезвычайно напоминающих урны Sarraceniaceae и Nepenthaceae. Так же, как и эти последние, они служат ловушкой для насекомых, с той только разницей, что здесь насекомые остаются в плену временно, как переносчики пыльцы, и выполнив свое назначение, опять получают свободу. Приспособлениями, препятствующими насекомым раньше времени выбраться наружу, здесь также служат направленные внутрь волоски (*Ar. clematitis*) или скользкие стенки (*Ar. sipho*).

Как видно из этого последнего примера, анатомические изменения, связанные с превращением листьев в ловушки для насекомых, также не представляют чего-либо, свойственного только группе насекомоядных. Генезис их во всех случаях легко понять как результат метаморфоза образований, имеющихся и у других растений. Физиологическая анатомия дает нам бесчисленное количество примеров интереснейших приспособительных изменений разнообразных гистологических элементов, в особенности эпидермальных, через которые растение приходит в непосредственный контакт с внешним миром. То, что мы наблюдаем у насекомоядных, вполне укладывается в рамки этих изменений.

Этих немногих замечаний, конечно, далеко еще не достаточно, чтобы составить себе хотя бы приблизительное представление о путях исторического развития описанных нами интереснейших приспособлений. Но их, как нам кажется, достаточно для того, чтобы показать, что при выяснении вопросов филогенеза насекомоядных растений руководящей нитью должны быть идеи, выдвинутые Ч. Дарвином в его учении о происхождении видов.

Н. Г. Холодный

НАСЕКОМОЯДНЫЕ РАСТЕНИЯ



ЧАРЛЗА ДАРВИНА

МАГИСТРА НАУК,

ЧЛЕНА КОРОЛЕВСКОГО ОБЩЕСТВА

СОДЕРЖАНИЕ

ГЛАВА I

Drosera rotundifolia, или обыкновенная росянка

Число пойманных насекомых.— Описание листьев и их придатков, или щупалец.— Предварительный очерк действия различных частей и способа, при помощи которого улавливаются насекомые.— Продолжительность пригибания щупалец.— Свойства выделяемого вещества.— Способ переноса насекомых в центр листа.— Доказательство того, что железки обладают способностью поглощения.— Малые размеры корней . . . 313

ГЛАВА II

Движения щупалец от соприкосновения с твердыми телами

Пригибание внешних щупалец вследствие раздражения железок на пластинке, вызванного многократными прикосновениями или продолжительным соприкосновением с предметами.— Различие в действии тел, дающих растворимое азотное вещество и не дающих его.— Пригибание внешних щупалец, непосредственно вызываемое соприкосновением предметов с железками этих щупалец.— Сроки, когда начинается пригибание и происходит последующее выпрямление.— Чрезвычайно мелкие размеры частиц, вызывающих пригибание.— Действие под водою.— Пригибание внешних щупалец при раздражении их железок многократными прикосновениями.— Падение водяных капель не вызывает пригибания 324

ГЛАВА III

Аггрегация протоплазмы внутри клеток щупалец

Характер клеточного содержимого до аггрегации.— Различные причины, вызывающие аггрегацию.— Процесс начинается внутри железок и идет вниз по щупальцам.— Описание образовавшихся вследствие аггрегации масс и их произвольных движений. Токи протоплазмы вдоль клеточных стенок.— Действие углекислого аммония.— Крупинки в протоплазме, текущей вдоль стенок, сливаются с центральными массами.— Чрезвычайно малое количество углекислого аммония вызывает аггрегацию.— Действие других аммиачных солей.— Действие других веществ, органических жидкостей и пр.— Действие воды.— Действие нагревания.— Обратное растворение масс, образовавшихся вследствие аггрегации. — Ближайшие причины аггрегации протоплазмы.— Краткий обзор и заключительные замечания.— Дополнительные наблюдения над аггрегацией в корнях растений 334

ГЛАВА IV

Действие тепла на листья

Постановка опытов.— Действие кипящей воды.— Теплая вода вызывает быстрое пригибание.— Вода более высокой температуры не вызывает немедленного пригибания, но и не убивает листьев, что доказывается

их последующим расправлением и аггрегацией протоплазмы.— Еще более высокая температура убивает листья и вызывает свертывание белкового содержимого железок 351

ГЛАВА V

Действие безазотистых и азотистых органических жидкостей на листья

Безазотистые жидкости. — Растворы гумми-арабика. — Сахар. — Крахмал. — Разбавленный алкоголь. — Оливковое масло. — Настой и отвар чая. — Азотистые жидкости. — Молоко. — Моча. — Жидкий белок. — Настой сырого мяса. — Нечистая мокрота. — Слюна. — Раствор рыбьего клея. — Различие в действии этих двух рядов жидкостей. — Отвар зеленого гороха.— Отвар и настой капусты.— Отвар листьев злаков 357

ГЛАВА VI

Пищеварительная способность выделения Drosera

Выделение становится кислым при прямом или косвенном раздражении железок. — Характер кислоты. — Перевариваемые вещества. — Белок; его переваривание, остановленное щелочами, возобновляется от прибавления кислоты. — Мясо. — Фибрин. — Синтонин. — Рыхлая соединительная ткань. — Хрящ. — Волокнистый хрящ. — Кость. — Эмаль и дентин. — Фосфорнокислая известь. — Волокнистое основное вещество кости. — Желатина. — Хондрин. — Молоко, казеин и сыр. — Клейковина. — Легумин. — Пыльца. — Глобулин.— Гематин.— Неперевариваемые вещества. — Эпидермальные образования. — Волокнистая соединительная ткань. — Муцин. — Пепсин. — Мочевина. — Хитин. — Клетчатка. — Хлопчатобумажный порох. — Хлорофилл. — Жир и масло. — Крахмал. — Действие выделения на живые семена. — Краткий обзор и заключительные замечания 363

ГЛАВА VII

Действие аммиачных солей

Постановка опытов. — Действие дестиллированной воды по сравнению с растворами. — Углекислый аммоний, поглощение его корнями. — Пары, поглощаемые железками. — Капли на листовой пластинке. — Крошечные капли, помещенные на отдельные железки. — Погружение листьев в слабые растворы. — Малые размеры доз, вызывающих аггрегацию протоплазмы. — Азотнокислый аммоний, аналогичные опыты с ним. — Фосфорнокислый аммоний, аналогичные опыты с ним. — Другие аммиачные соли. — Краткий обзор и заключительные замечания относительно действия аммиачных солей 393

ГЛАВА VIII

Действие различных солей и кислот на листья

Соли натрия, калия; другие щелочные и щелочно-земельные соли; соли тяжелых металлов. — Краткий обзор действия этих солей. — Различные кислоты. — Краткий обзор их действия 418

ГЛАВА IX

Действие некоторых ядовитых алкалоидов, других веществ и паров

Соли стрихнина. — Сернокислый хинин не скоро останавливает движение протоплазмы. — Другие соли хинина. — Дигиталин. — Никотин. — Атропин. — Вератрин. — Колхицин. — Теин. — Кураре. —Морфий. — Белена. — Яд кобры, повидимому, ускоряет движение протоплазмы. — Камфара—сильно возбуждающее средство, пары ее наркотичны.— Не-

которые эфирные масла вызывают движение. — Глицерин. — Вода и некоторые растворы замедляют последующее действие фосфорнокислого аммония или препятствуют ему. — Алкоголь безвреден, пары его наркотичны и ядовиты. — Хлороформ, серный и азотный эфиры, их возбуждающие, ядовитые и наркотические свойства. — Углекислота наркотична, не производит быстрого отравления. — Заключительные замечания. 435

ГЛАВА X

О чувствительности листьев и о путях передачи двигательного импульса

Чувствительны только железки и верхушки щупалец. — Передача двигательного импульса вниз по ножкам щупалец и поперек листовой пластинки. — Агрегация протоплазмы как рефлекторное действие. — Внезапность первого толчка двигательного импульса. — Направление движений щупалец. — Передача двигательного импульса по клеточной ткани. — Механизм движений. — Природа двигательного импульса. — Выпрямление щупалец 456

ГЛАВА XI

Повторение главных наблюдений над Drosera rotundifolia 475

ГЛАВА XII

О строении и движениях некоторых других видов Drosera

Drosera anglica. — *Drosera intermedia*. — *Drosera capensis*. — *Drosera spathulata*. — *Drosera filiformis*. — *Drosera binata*. — Заключительные замечания 484

ГЛАВА XIII

Dionaea muscipula

Строение листьев. — Чувствительность волосков. — Быстрое движение лопастей, вызываемое раздражением волосков. — Железки, их способность давать выделение. — Медленное движение, вызываемое поглощением животного вещества. — Поглощение доказывается тем, что железки находятся в состоянии агрегации. — Переваривающая способность выделения. — Действие хлороформа, эфира и синильной кислоты. — Способ ловли насекомых. — Назначение краевых зубцов. — Какого рода насекомые попадаются. — Передача двигательного импульса и механизм движений. — Раскрывание лопастей 489

ГЛАВА XIV

Aldrovanda vesiculosa

Ловля ракообразных. — Строение листьев по сравнению с листьями Dionaea. — Поглощение железками, четырехлопастными выступами и остриями завернутых внутрь краев. — *Aldrovanda vesiculosa*, var. *australis*. — Ловля добычи. — Поглощение животного вещества. — *Aldrovanda vesiculosa*, var. *vetricillata*. — Заключительные замечания 509

ГЛАВА XV

Drosophyllum.— Roridula.—Byblis.— Железистые волоски других растений.—Заключительные замечания о Droseraceae

Drosophyllum. — Строение листьев. — Характер выделения. — Способ ловли насекомых. — Способность к поглощению. — Переваривание животных веществ. — Краткий обзор наблюдений над Drosophyllum. — Roridula. —

Byblis. — Железистые волоски других растений, их способность к поглощению. — Saxifraga. — Primula. — Pelargonium. — Erica. — Mirabilis. — Nicotiana. — Краткий обзор наблюдений над железистыми волосками. — Заключительные замечания относительно Droseraceae 515

ГЛАВА XVI

Pinguicula

Pinguicula vulgaris. — Строение листьев. — Число попадающихся насекомых и других объектов. — Движение краев листьев. — Польза этого движения. — Выделение, пищеварение и поглощение. — Действие выделения на различные животные и растительные вещества. — Действие на железки тел, не содержащих растворимого азотистого вещества. — *Pinguicula grandiflora.* — *Pinguicula lusitanica,* ловля насекомых. — Движение листьев, выделение и пищеварение 536

ГЛАВА XVII

Utricularia

Utricularia neglecta. — Строение пузырька. — Назначение различных частей. — Число попавших в плен животных. — Способ ловли. — Пузырьки не могут переваривать животного вещества, но поглощают продукты его разложения. — Опыты над поглощением некоторых жидкостей четырехлопастными выступами. — Поглощение железками. — Краткий обзор наблюдений над поглощением. — Развитие пузырьков.— *Utricularia vulgaris.* — *Utricularia minor.* — *Utricularia clandestina* . . 553

ГЛАВА XVIII

Utricularia

(Продолжение)

Utricularia montana.— Описание пузырьков на подземных корневищах.— Ловля добычи пузырьками культивируемых растений и растений на воле.— Поглощение четырехлопастными выступами и железками.— Клубни, служащие резервуарами для воды.— Различные другие виды Utricularia.— Polypompholyx.— Genlisea, иной вид ловушки для добычи.— Различные способы питания растений 574

INSECTIVOROUS PLANTS.

BY CHARLES DARWIN, M.A., F.R.S.,
ETC.

WITH ILLUSTRATIONS

LONDON:
JOHN MURRAY, ALBEMARLE STREET
1875

Титульный лист первого издания работы
Ч. Дарвина «Насекомоядные растения»

НАСЕКОМОЯДНЫЕ РАСТЕНИЯ

ГЛАВА I

DROSERA ROTUNDIFOLIA, ИЛИ ОБЫКНОВЕННАЯ РОСЯНКА

Число пойманных насекомых. — Описание листьев и их придатков, или щупалец. — Предварительный очерк действия различных частей и способа, при помощи которого улавливаются насекомые. — Продолжительность пригибания щупалец. — Свойства выделяемого вещества. — Способ переноса насекомых в центр листа. — Доказательство того, что железки обладают способностью поглощения. — Малые размеры корней.

Летом 1860 года я был удивлен, обнаружив, какое большое количество насекомых было поймано листьями обыкновенной росянки (*Drosera rotundifolia*) на одном верещатнике в Сессексе. Я слыхал, что насекомые улавливаются таким образом, но более ничего не знал об этом предмете. * Я собрал наудачу дюжину растений, на которых было

* Так как д-р Ничке привел («Bot. Zeitung». 1860, стр. 229) литературу о Drosera, мне незачем здесь входить в подробности. Большинство заметок, напечатанных до 1860 года, кратки и незначительны. Старейшая работа, повидимому, была одной из самых ценных, именно сочинение д-ра Рота 1782 г. Есть также интересное, хотя краткое описание образа жизни Drosera д-ра Мильде в «Bot. Zeitung», 1852, стр. 540. В 1855 году в «Annales des Sc. nat. bot.», том III, стр. 297 и 304, г-да Грэнлан и Трекюль напечатали работы, с рисунками, о строении листьев; но г. Трекюль даже сомневался, обладают ли они какой бы то ни было способностью к движению. Работы д-ра Ничке в «Bot. Zeitung» за 1860 и 1861 годы — положительно самые важные из всех напечатанных как относительно образа жизни, так и относительно строения этого растения, и мне часто придется здесь цитировать их. Его рассуждения по различным вопросам, например, о передаче возбуждения из одной части листа в другую, превосходны. 11 декабря 1862 г. м-р Дж. Скотт представил Эдинбургскому ботаническому обществу работу, напечатанную в «Gardener's Chronicle», 1863, стр. 30. М-р Скотт доказывает, что легкое раздражение волосков, равно как и помещенные на листовой пластинке насекомые заставляют волоски загибаться внутрь. Еще одно интересное сообщение о движении листьев сделал м-р Беннет в Британской ассоциации в 1873 г. В том же году д-р Варминг напечатал очерк, в котором он описывает строение так называемых волосков, под заглавием: «Sur la différence entre les Trichomes» etc.; очерк составляет извлечение из трудов Soc. d'Hist. Nat. de Copenhague. Впоследствии мне представится также случай сослаться на работу мистрис Трит, из Нью-Джерси, об одном американском виде Drosera. Д-р Бэрдон Сандерсон прочел в Королевском институте лекцию (напечатанную в «Nature» 14 июня 1874 года), где в первый раз было вкратце упомянуто о моих наблюдениях над способностью Drosera и Dionaea к настоящему пищеварению. Проф. Аза Грей оказал большую услугу, обратив общее внимание на росянку и другие растения подобного же образа жизни в «The Nation» (1874, стр. 261 и 232) и в других работах. Д-р Гукер в своем важном сообщении о плотоядных растениях («Brit. Assoc.», Бельфаст, 1874) также дал историю этого вопроса.

пятьдесят шесть вполне распустившихся листьев; из них на тридцати одном оказались мертвые насекомые или остатки их; несомненно, впоследствии теми же самыми листьями было бы поймано гораздо большее количество, и еще того большее — листьями еще нераспустившимися. У одного растения все шесть листьев поймали добычу, а у нескольких растений на очень многих листьях попалось более одного насекомого. На одном большом листе я нашел остатки тринадцати различных насекомых. Мухи (Diptera) попадаются гораздо чаще других насекомых. Самое крупное насекомое, которое я видел пойманным, была маленькая бабочка (*Caenonympha pamphilus*), но преподобный Г. М. Уилкинсон сообщил мне, что он нашел большую живую стрекозу, которую два листа крепко держали за тельце. Так как это растение весьма распространено в некоторых местностях, то число насекомых, ежегодно убиваемых таким способом, должно быть громадно. Многие растения, например, липкие почки конского каштана (*Aesculus hippocastanum*), причиняют смерть насекомым, не получая от этого, насколько мы можем судить, никакой выгоды; но уже очень скоро стало очевидным, что Drosera превосходно приспособлена к специальной цели — к ловле насекомых, так что этот предмет показался [мне] вполне достойным исследования.

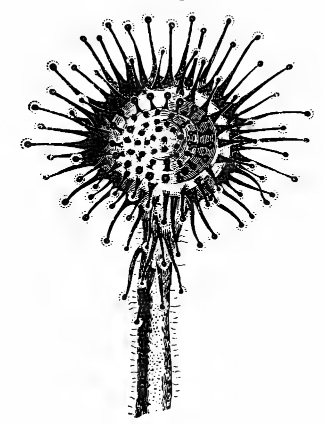


Рис. 1.* *Drosera rotundifolia*
Вид листа сверху; увеличено в четыре раза.

Результаты оказались в высшей степени замечательными; из них важнейшие: во-первых, необыкновенная чувствительность железок к легкому давлению и к очень малым дозам некоторых азотистых жидкостей, обнаруживаемая движениями так называемых волосков, или щупалец; во-вторых, присущая листьям способность переводить в растворимое состояние, т. е. переваривать, азотистые вещества и впоследствии поглощать их; в-третьих, изменения, происходящие внутри клеток щупалец, когда железки раздражаются различными способами.

Прежде всего необходимо вкратце описать это растение. Оно несет от двух-трех до пяти-шести листьев, обыкновенно распростертых более или менее горизонтально, но иногда вертикально торчащих кверху. Форма и общий вид листа сверху показаны на рис. 1, а вид его сбоку — на рис. 2. Обыкновенно листья несколько больше в ширину, чем в длину; но лист, изображенный здесь, не отличался этим признаком. Вся верхняя сторона покрыта несущими железки нитями, или щупальцами, как я буду называть их сообразно способу их действия. Железки были сосчитаны на тридцати одном листе, но из этих листьев многие

* Рисунки Drosera и Dionaea, приводимые в этом сочинении, были сделаны для меня моим сыном Джорджем Дарвином, рисунки же Aldrovanda и нескольких видов Utricularia — моим сыном Френсисом. Их превосходно воспроизвел в гравюрах на дереве м-р Купер, 188, Стренд.

были необычно крупного размера: в среднем число железок составляло 192; наибольшим числом было 260, наименьшим — 130. Каждая железка окружена крупной каплей чрезвычайно липкого выделения; эти-то капли своим блеском на солнце и снискали растению поэтическое [английское] название sun-dew [солнечная роса, русское — росянка].

Щупальца на центральной части листа, или пластинки, коротки, стоят вертикально, и ножки у них зеленые. К краю они становятся все длиннее и длиннее и сильнее наклонены наружу, причем ножки их пурпурного цвета. На самом краю щупальца торчат в одной плоскости с листом или чаще (см. рис. 2) заметно отгибаются вниз. Небольшое число щупалец сидит на основании черешка, и эти щупальца длиннее всех, достигая иногда почти $^{1}/_{4}$ дюйма в длину. У одного листа, где всех щупалец было 252, число коротких щупалец с зелеными ножками, на поверхности листа, относилось к числу удлиненных щупалец с пурпурными ножками, более близких к краю и краевых, как девять к шестнадцати.

Щупальце состоит из тонкой, прямой, волосообразной ножки, несущей на верхушке железку. Ножка немного сплющена и состоит из нескольких рядов удлинен-

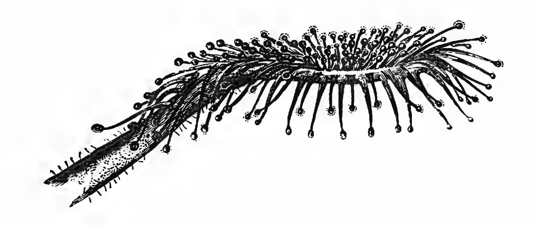


Рис. 2. *Drosera rotundifolia*
Вид старого листа сбоку; увеличено приблизительно в пять раз.

ных клеток, наполненных пурпурной жидкостью[1] или зернистым веществом.* Впрочем, под самыми железками у более длинных щупалец находится узкий пояс зеленого оттенка и такой же пояс пошире близ их оснований. Спиральные сосуды, сопровождаемые простой сосудистой тканью, ответвляются от сосудистых пучков в листовой пластинке и проникают во все щупальца и в железки.

Несколько выдающихся физиологов обсуждали гомологию этих придатков, или щупалец, то-есть, следует ли рассматривать их как волоски (трихомы) или как листовые выросты. Ничке показал, что они содержат все элементы, присущие листовой пластинке; присутствие в них сосудистой ткани прежде считалось доказательством того, что они представляют собою листовые выросты, но теперь известно, что сосуды иногда входят в настоящие волоски.** Способность к движению, которой они обладают, является веским возражением против того, чтобы считать их волос-

* По мнению Ничке («Bot. Zeitung», 1861, стр. 224), пурпурная жидкость есть следствие метаморфоза хлорофилла. М-р Сорби исследовал красящее вещество спектроскопом и сообщил мне, что оно состоит из самого обыкновенного вида эритрофилла, «который часто встречается в листьях с низкой жизнедеятельностью и в частях, отправляющих, подобно черешкам, листовые функции весьма несовершенным образом. Итак, можно сказать только одно, что волоски (или щупальца) окрашены подобно частям листа, не исполняющим своего настоящего назначения».

** Д-р Ничке рассмотрел этот вопрос в «Bot. Zeitung», 1861, стр. 241 и др. См. также у д-ра Варминга («Sur la différence entre les Trichomes» etc., 1873), который ссылается на различные работы. См. также Грэнлан и Трекюль, «Annal. des Sc. nat. bot.» (4 серия), том III, 1855, стр. 297 и 303.

ками. В главе XV будет дано заключение, на мой взгляд наиболее вероятное, а именно, что они первоначально были железистыми волосками, или просто эпидермальными образованиями, и что их верхнюю часть следует и теперь рассматривать как таковую, но что их нижняя часть, которая только одна способна к движению, представляет собою вырост листа; спиральные сосуды заходят отсюда в самую верхнюю часть. Впоследствии мы увидим, что конечные щупальца на разделенных листьях у Roridula до сих пор находятся в переходном состоянии.

Железки, за исключением сидящих на самых крайних щупальцах, овальны и приблизительно одинакового размера, именно — около $^4/_{500}$ дюйма в длину. Их строение замечательно, а функции сложны, так как они дают выделения, поглощают и подвергаются действию различных возбудителей. Они состоят из внешнего слоя мелких многоугольных клеток, содержащих пурпурное зернистое вещество или жидкость; стенки их толще, чем у клеток ножек. Этот слой клеток обнимает собою слой клеток другой формы, тоже наполненных пурпурной жидкостью, но несколько иного оттенка, и дающих иную реакцию с хлористым золотом. Эти два слоя иногда бывают хорошо видны, если железку раздавить или вскипятить в едком кали. По д-ру Вармингу, есть и еще слой клеток, вытянутых гораздо сильнее, как показано на приложенном разрезе (рис. 3), заимствованном из работы д-ра Варминга, но этих клеток не видали ни Ничке, ни я. В центре находится группа вытянутых, цилиндрических клеток неравной длины, тупо заостренных на верхних концах, обрезанных или закругленных на нижних, плотно прижатых друг к другу и замечательных тем, что они окружены спиральной нитью,[2] которую можно выделить как самостоятельное волокно.

Рис. 3. *Drosera rotundifolia*
Продольный разрез железки; сильно увеличено. (По Вармингу).

Эти последние клетки наполнены прозрачной жидкостью, которая после продолжительного пребывания в алкоголе дает обильный бурый осадок. Я предполагаю, что они имеют прямую связь со спиральными сосудами, восходящими по щупальцам, ибо в нескольких случаях приходилось видеть, как эти сосуды делятся на две-три чрезвычайно тонкие ветви, которые можно было проследить вплоть до клеток со спиральными утолщениями. Их развитие было описано д-ром Вармингом. Подобные же клетки были наблюдаемы в других растениях, как я слышал от д-ра Гукера, и сам я видел их на краях листьев Pinguicula. Какова бы ни была их функция, они не являются необходимыми для выделения пищеварительной жидкости, или для поглощения, или для сообщения двигательного импульса другим частям листа, что мы можем вывести из строения железок у некоторых других родов Droseraceae.

Самые крайние щупальца слегка отличаются от прочих. Основания их шире, и, помимо своих собственных сосудов, они получают тонкую ветвь от сосудов, входящих в два соседних щупальца. Их железки очень вытянуты и лежат на вогнутой верхней поверхности ножки, вместо того чтобы сидеть на ее верхушке. В других

отношениях они не отличаются существенно от овальных железок, и на одном экземпляре я нашел все возможные переходы между этими двумя формами. На другом экземпляре не было железок с длинными головками. Эти краевые щупальца раньше других утрачивают раздражимость, а когда раздражение сообщается центру листа, они позже других приходят в действие. Если срезанные листья погрузить в воду, часто загибаются только одни эти щупальца.

Пурпурная жидкость, или зернистое вещество, наполняющее клеточки железок, до некоторой степени отличается от клеточного содержимого ножек; ибо когда лист помещен в горячую воду или некоторые кислоты, железки становятся совершенно белыми и непрозрачными, между тем как клетки ножек приобретают яркокрасный цвет, за исключением расположенных под самыми железками. Эти последние клетки теряют свой бледнокрасный оттенок, а зеленое вещество, которое они содержат подобно клеткам при основании, приобретает более яркую зеленую окраску. На черешках множество многоклеточных волосков, из которых некоторые, сидящие вблизи пластинки, заканчиваются, по Ничке, небольшим числом округлых клеток: повидимому, это зачаточные железки. Обе поверхности листа, ножки щупалец, особенно нижние стороны внешних щупалец, и черешки усеяны очень мелкими сосочками (волосками, или трихомами), имеющими коническое основание и несущими на верхушке две, иногда три или даже четыре округленные клетки, которые содержат много протоплазмы. Эти сосочки обыкновенно бесцветны, но иногда содержат немного пурпурной жидкости. Степень их развития бывает различна, и они постепенно переходят, как утверждает Ничке * и как я сам не раз наблюдал, в длинные многоклеточные волоски. Последние, равно как и сосочки, вероятно, являются зачатками первоначально существовавших щупалец.

Чтобы не возвращаться к сосочкам, я могу здесь прибавить, что они ничего не выделяют, но легко проницаемы для различных жидкостей: так, при погружении живых или мертвых листьев в раствор хлористого золота или азотнокислого серебра, одна часть на 437 частей воды, сосочки быстро чернеют, и это изменение цвета вскоре распространяется на окружающую ткань. Длинные многоклеточные волоски не так скоро реагируют. После того как лист пролежал 10 часов в слабом настое сырого мяса, клеточки сосочков, очевидно, поглотили животное вещество, ибо вместо прозрачной жидкости в них оказались теперь небольшие, образовавшиеся вследствие аггрегации комочки протоплазмы,[3] которые медленно и беспрерывно меняли форму. Подобный же результат дало погружение всего на 15 минут в раствор углекислого аммония, одна часть на 218 частей воды; смежные клетки щупалец, на которых помещались сосочки, теперь тоже содержали скопления протоплазмы. Итак, мы можем заключить, что когда лист плотно захватил пойманное насекомое, как сейчас будет описано, сосочки, сидящие на верхней поверхности листа и щупалец, вероятно, поглощают некоторое количество животного вещества, растворенного в выделении; но это не может относиться к сосочкам, расположенным на изнанке листьев или на черешках.

Предварительный очерк действия различных частей и способа, которым улавливаются насекомые

Если поместить маленький органический или неорганический предмет на железки в центре листа, они передают двигательный импульс краевым щупальцам. Ближайшие из них первыми подвергаются действию и медленно пригибаются к центру, потом — стоящие дальше, пока, наконец, все не наклонятся над предметом. Для этого требуется

* Ничке дал обстоятельное описание и изображение этих сосочков, «Bot. Zeitung», 1861, стр. 234, 253, 254.

от одного часа до четырех, пяти и более. Разница в потребном времени зависит от многих обстоятельств, а именно, от размеров предмета и свойств его, то есть от того, содержит ли он растворимое вещество надлежащего рода; от силы и возраста листа; от того, приходил ли он недавно в действие, и, по мнению Ничке,* от температуры дня, как показалось и мне. Живое насекомое оказывает более сильное действие, чем мертвое, так как, барахтаясь, оно нажимает на железки многих щупалец. Такое насекомое, как, например, муха, с тонкими покровами, через которые растворенное животное вещество легко может переходить в окружающее густое выделение, успешнее вызывает продолжительное загибание, чем насекомое с толстыми покровами, как, напри-



Рис. 4. *Drosera rotundifolia*

Лист (увеличенный), у которого все щупальца плотно пригнуты вследствие погружения в раствор фосфорнокислого аммония (одна часть на 87 500 частей воды).

Рис. 5. *Drosera rotundifolia*

Лист (увеличенный), у которого все щупальца с одной стороны пригнуты к кусочку мяса, положенному на пластинку.

мер, жук. Загибание щупалец происходит безразлично на свету и в темноте; этому растению не свойственно какое-либо ночное движение, так называемый сон.

Если несколько раз тронуть или задеть железки на листовой пластинке, хотя бы ничего не оставляя на ней, краевые щупальца загибаются внутрь. Далее, если помещать на центральные железки капли различных жидкостей, например слюны или раствора любой аммиачной соли, тот же самый результат наступает быстро, иногда скорее чем через полчаса.

Щупальца во время загибания проходят большое пространство; так, краевое щупальце, простертое в одной плоскости с пластинкой, описывает дугу в 180°, и я видел, как сильно отогнутые щупальца одного листа, стоявшего вертикально, прошли угол не менее 270°. Изгибающаяся часть ограничена коротким участком близ основания; но у вытянутых внешних щупалец слегка изгибается несколько большая часть; верхняя же половина во всех случаях остается прямою. Короткие щупальца в центре пластинки при непосредственном раздражении не изгибаются, но они способны наклоняться, если их раздражает двигательный импульс, полученный от других железок, находя-

* «Bot. Zeitung», 1860, S. 246.

щихся на некотором расстоянии. Так, если погрузить лист в настой сырого мяса или в слабый раствор аммиака (при сколько-нибудь крепком растворе лист парализуется), то внешние щупальца загибаются внутрь (см. рис. 4), за исключением стоящих близ центра, которые остаются вертикальными; но и они наклоняются ко всякому возбуждающему предмету, помещенному сбоку пластинки, как показано на рис. 5. На рис. 4 видно, как железки образуют темное кольцо вокруг центра; это происходит от того, что длина внешних щупалец увеличивается тем более, чем ближе они находятся к окружности.

Характер производимого щупальцами изгиба обнаруживается лучше всего, когда каким-либо способом раздражается железка только одного из длинных внешних щупалец, так как окружающие его щупальца остаются при этом неподвижными. На приложенном наброске (рис. 6) мы видим, что одно щупальце, на которое был помещен кусочек мяса, загнулось к центру листа, тогда как два другие сохраняют первоначальное положение. Железка приходит в раздражение, если к ней просто прикоснуться три-четыре раза или от продолжительного соприкосновения с органическими или неорганическими предметами и различными жидкостями. Я отчетливо видел в лупу, как щупальце начало загибаться через десять секунд после того, как на его железку был помещен предмет; я часто наблюдал очень резко выраженное загибание менее чем через минуту. Удивительно, какой маленькой частицы любого вещества, например, кусочка нитки или волоса, или осколка стекла,— если только они действительно соприкасаются с поверхностью железки, – достаточно, чтобы вызвать загибание щупалец. Если предмет, перенесенный этим движением в центр, не очень мал, или если он содержит растворимое азотистое вещество, то он действует на центральные железки, а эти последние сообщают двигательный импульс внешним щупальцам, заставляя их загибаться внутрь.

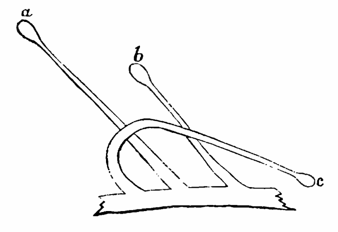


Рис. 6. *Drosera rotundifolia*
Чертеж, изображающий одно из внешних щупалец, сильно изогнутое; два смежных щупальца в обыкновенном положении.

Не только щупальца, но и пластинка листа часто, хотя отнюдь не всегда, сильно загибается, если на ее поверхность поместить какое-либо сильно возбуждающее вещество или жидкость. Особенно капли молока и раствора азотнокислого аммония или натрия обладают свойством вызывать такое действие. Пластинка таким образом превращается в чашечку. Способы, которыми она изгибается, весьма различны. Иногда загибается только верхушка, иногда один край, иногда оба. Например, я положил кусочки крутого яйца на три листа: у одного верхушка пригнулась к основанию, у второго сильно вогнулись оба края у верхушки, так что контур листа стал почти треугольным,— это наиболее обыкновенный случай; между тем, третья пластинка не подверглась никакому изменению, хотя щупальца ее пригнулись так же низко, как и в двух предыдущих случаях. Кроме того, вся пластинка обыкновенно приподнимается или загибается кверху и таким образом составляет с черешком меньший угол сравнительно с прежним. На первый взгляд кажется, что это движение иного рода, но

на самом деле оно происходит от загибания прикрепленной к черешку краевой части и заставляет всю пластинку целиком изгибаться или приподниматься.

Время, в течение которого как щупальца, так и пластинка остаются загнутыми над помещенным на пластинке предметом, зависит от различных обстоятельств именно от мощности и возраста листа и, по мнению д-ра Ничке, от температуры, так как в холодную погоду, когда листья недеятельны, они снова развертываются в течение более короткого срока, чем при теплой погоде. Но наибольшее значение имеет характер самого предмета; я находил не раз, что в среднем щупальца гораздо дольше остаются прижатыми к предметам, содержащим растворимое азотистое вещество, чем к тем предметам, органическим или неорганическим, которые такого вещества не содержат. Через промежуток времени от одного до семи дней щупальца и пластинка распрямляются и снова готовы притти в действие. Я видел, как один и тот же лист три раза подряд пригибался к помещенным на пластинке насекомым; вероятно, он мог бы притти в действие и большее число раз.

Выделение железок чрезвычайно липко, так что его можно вытягивать в длинные нити. С виду оно бесцветно, но окрашивает маленькие бумажные шарики в бледнорозовый цвет. Я полагаю, что всякий предмет, помещенный на железку, заставляет ее давать более обильное выделение; но самое присутствие предмета затрудняет проверку этого явления. Однако в некоторых случаях действие было выражено очень резко, например, когда клали кусочки сахара; но, вероятно, этот результат является просто следствием экзосмоза. Частицы углекислого и фосфорнокислого аммония и некоторых других солей, например сернокислого цинка, также усиливают выделение. Погружение в раствор хлористого золота или некоторых других солей, одна часть соли на 437 частей воды, побуждает железки к значительно более обильному выделению; с другой стороны, виннокаменнокислая сурьма не оказывает такого действия. Погружение во многие кислоты (крепости одна часть кислоты на 437 частей воды) точно так же вызывает изумительно большое количество выделения, так что с вынутых листьев свешиваются длинные шнуры чрезвычайно липкой жидкости. С другой стороны, некоторые кислоты не оказывают такого действия. Усиленное выделение не находится в обязательной связи с изгибом щупальца, так как частицы сахара и сернокислого цинка не вызывают движения.

Гораздо более замечателен следующий факт: если такой предмет, как кусочек мяса или насекомое, поместить на листовую пластинку, то, как только окружающие щупальца заметно пригнутся, их железки выпускают увеличенное количество выделения. Я убедился в этом, выбирая листья, имевшие с обеих сторон капли одинаковой величины, и помещая кусочки мяса с одной стороны пластинки; как только щупальца с этой стороны сильно изгибались, но еще до соприкосновения железок с мясом, капли выделения увеличивались. Это явление наблюдалось многократно, но записаны были только тринадцать случаев, причем в девяти из них явственно наблюдалась прибыль выделения; в четырех опытах неудача зависела либо от того, что листья несколько оцепенели, либо от того, что кусочки мяса были слишком мелки и потому не могли вызвать сильного загибания. Итак, мы должны заключить, что при сильном раздражении центральные железки передают какое-то влияние щупальцам на окружности, заставляя их давать более обильное выделение.

Еще важнее тот факт (который мы рассмотрим подробнее, когда будем говорить о переваривающем действии выделения), что при загибании щупалец,— вследствие ли механического раздражения центральных железок или от соприкосновения железок с животным веществом,— выделение не только увеличивается, но и изменяется качественно и становится кислым; это происходит прежде, чем железки прикоснутся к предмету, находящемуся в центре листа. Эта кислота иного характера, чем та, которая содержится в ткани листьев. Пока щупальца остаются плотно пригнутыми, железки продолжают выделять, и это выделение кислое, так что если его нейтрализовать углекислым натрием, оно снова становится кислым через несколько часов. Я наблюдал, как один и тот же лист, со щупальцами, плотно пригнутыми к трудно перевариваемым веществам, например, к химически приготовленному казеину, давал кислое выделение восемь дней подряд, а над кусочками кости — десять дней подряд.

Повидимому, выделение обладает каким-то антисептическим свойством, подобно желудочному соку высших животных. В очень теплую погоду я поместил рядом два кусочка сырого мяса одинаковой величины, один — на лист росянки, а другой обложил мокрым мхом. Так они были оставлены на 48 часов, а затем исследованы. Кусочек, лежавший во мху, кишел инфузориями и разложился так сильно, что поперечную полосатость мышечных волокон уже нельзя было ясно различить, между тем как кусочек на листе, смоченный выделением, был свободен от инфузорий, и поперечная полосатость была совершенно отчетливо видна в его центральной, нерастворившейся части. Точно так же кубики белка и сыра, помещенные на мокрый мох, были опутаны волокнами плесени, а поверхности их слегка изменили свой цвет и разложились; между тем кубики на листьях Drosera остались чистыми, а белок превратился в прозрачную жидкость.

Как только щупальца, пробывшие несколько дней плотно пригнутыми к предмету, начинают опять выпрямляться, их железки выделяют менее обильно или перестают выделять и остаются сухими. В таком положении они покрыты пленкой беловатого, полуволокнистого вещества, которое в выделении находилось в растворенном состоянии. Высыхание железок в течение акта выпрямления отчасти полезно для растения: я часто наблюдал, что тогда легкий ветерок может сдуть прилипшие к листьям предметы; таким путем листья освобождаются от остатков насекомого и готовы к дальнейшей деятельности. Тем не менее, часто случается, что не все железки высыхают вполне, и в таком случае нежные предметы, как, например, хрупкие насекомые, иногда разрываются при выпрямлении щупалец на кусочки, которые остаются разбросанными по всему листу. После полного выпрямления железки вскоре опять начинают выделять, и как только образуются капли нормального размера, щупальца готовы обхватить новый предмет.

Когда насекомое садится на середину пластинки, оно мгновенно запутывается в липком выделении; спустя некоторое время окружающие щупальца начинают загибаться и, наконец, обхватывают его со всех сторон. Насекомые обыкновенно бывают убиты, по мнению д-ра Ничке, приблизительно через четверть часа, вследствие того, что их трахеи закупориваются выделением. Если насекомое прилипнет лишь к немногим железкам внешних щупалец, то последние вскоре изгибаются и переносят добычу к ближайшим щупальцам по направлению к середине; эти в свою очередь загибаются внутрь и так далее, пока, на-

конец, насекомое не будет перенесено любопытным, как бы катящим движением к центру листа. Затем, после некоторого промежутка, щупальца со всех сторон пригибаются и погружают добычу в свое выделение совершенно так же, как если бы насекомое первоначально село на середину пластинки. Удивительно, какого крошечного насекомого достаточно, чтобы вызвать это действие: я видел, например, что когда один комар, относящийся к самому мелкому виду комаров (Culex), только что опустился своими чрезвычайно нежными ножками на железки самых крайних щупалец, последние сразу начали загибаться внутрь, хотя еще ни одна железка не прикоснулась к тельцу насекомого. Если бы я не вмешался, этот крошечный комар наверно был бы перенесен в центр листа и плотно обхвачен со всех сторон. Впоследствии мы увидим, какие ничтожные дозы некоторых органических жидкостей и солевых растворов вызывают весьма заметное загибание.

Я не знаю, садятся ли насекомые на листья вследствие простой случайности, как бы для отдыха, или же их привлекает запах выделения. По числу насекомых, улавливаемых английским видом Drosera, и по моим наблюдениям над некоторыми экзотическими видами, содержавшимися у меня в теплице, я предполагаю, что запах привлекателен. В последнем случае листья можно сравнить с ловушкой, в которую положена приманка; в первом случае — с капканом, поставленным на тропе, где ходит зверь, но без приманки.

Способность поглощения, свойственная железкам, доказывается тем, что они почти мгновенно темнеют от ничтожного количества углекислого аммония; изменение цвета зависит главным образом или исключительно от быстрой аггрегации их содержимого. При прибавлении некоторых других жидкостей они принимают бледную окраску. Однако лучше всего их способность поглощения обнаруживается совершенно различными результатами, которые получаются, если помещать капли разных азотистых и безазотистых жидкостей одинаковой крепости на центральные железки пластинки или на одну краевую железку; она доказывается также совершенно различной продолжительностью времени, в течение которого щупальца остаются пригнутыми к предметам, содержащим растворимое азотистое вещество или не содержащим его. В сущности точно такое же заключение можно было бы вывести из строения и движений листьев, так удивительно приспособленных к ловле насекомых.

Поглощением животного вещества из пойманных насекомых объясняется процветание Drosera на чрезвычайно бедной торфяной почве, где в некоторых случаях ничего не растет, кроме торфяного мха (Sphagnum), а питание мхов идет целиком за счет атмосферы.[4] Хотя при беглом взгляде листья и не представляются зелеными вследствие пурпурной окраски щупалец, все-таки верхняя и нижняя стороны пластинки, ножки центральных щупалец и черешки содержат хлорофилл, так что, без сомнения, растение поглощает и усваивает углекислоту из воздуха. Тем не менее, ввиду свойств почвы, на которой оно растет, снабжение азотом было бы крайне ограничено или совершенно недостаточно, если бы растение не обладало способностью добывать этот важный элемент из пойманных насекомых. Таким образом мы можем понять, почему корни столь слабо развиты. Обыкновенно они состоят всего из двух-трех слегка разделенных ветвей, от полудюйма до дюйма в длину, снабженных поглощающими волосками. Можно думать поэтому, что корни служат только для всасывания воды, хотя они, без сомнения, стали бы

воспринимать питательное вещество, если бы оно находилось в почве; ибо, как мы увидим впоследствии, они поглощают слабый раствор углекислого аммония. Можно сказать, что растение Drosera, у которого края листьев загнуты внутрь, как бы образуя временный желудок, а железки плотно пригнутых щупалец изливают кислое выделение, растворяющее животное вещество для последующего его поглощения, что это растение питается, как животное. Но, в отличие от животного, оно пьет посредством корней; пить же ему приходится в изобилии, чтобы поддерживать вокруг железок многочисленные, иногда до 260, капли липкой жидкости, целый день выставленные на ослепительное солнце.[5]

ГЛАВА II

ДВИЖЕНИЯ ЩУПАЛЕЦ ОТ СОПРИКОСНОВЕНИЯ С ТВЕРДЫМИ ТЕЛАМИ

Пригибание внешних щупалец вследствие раздражения железок на пластинке, вызванного многократными прикосновениями или продолжительным соприкосновением с предметами.— Различие в действии тел, дающих растворимое азотистое вещество и не дающих его.— Пригибание внешних щупалец, непосредственно вызываемое соприкосновением предметов с железками этих щупалец.— Сроки, когда начинается пригибание и происходит последующее выпрямление.— Чрезвычайно мелкие размеры частиц, вызывающих пригибание.— Действие под водою.— Пригибание внешних щупалец при раздражении их железок многократными прикосновениями.— Падение водяных капель не вызывает пригибания.

Я приведу в этой и следующих главах некоторые из многих произведенных мною опытов, которые лучше всего иллюстрируют способ и скорость движения щупалец при раздражении их различными приемами. Во всех обыкновенных случаях к раздражению чувствительны одни железки. Сами они при раздражении не двигаются и не изменяют формы, но сообщают двигательный импульс изгибающейся части своего собственного и соседних щупалец, которые и переносят их к центру листа. Строго говоря, железки следовало бы назвать раздражимыми, так как термин «чувствительный» обыкновенно предполагает сознательность; никто, однако, не подумает, что чувствительное растение обладает сознанием, а так как я нахожу этот термин удобным, то я буду широко пользоваться им. Я начну с движений внешних щупалец, которые возбуждаются непрямым путем под влиянием раздражителей, действующих на железки коротких щупалец, находящихся на пластинке. Можно сказать, что внешние щупальца в этом случае возбуждаются непрямым путем, так как их собственные железки не подвергаются прямому действию. Стимул, идущий от железок пластинки, действует на изгибающуюся часть внешних щупалец, близ их оснований, а не восходит (как будет впоследствии доказано) сначала вверх по ножкам к железкам и не отражается затем отсюда назад к месту изгиба. Тем не менее, какое-то влияние распространяется и к железкам, заставляя их давать более обильное выделение и делая самое выделение кислым. Я думаю, что этот последний факт представляет нечто совершенно новое в физиологии растений; действительно, лишь недавно было установлено, что в животном царстве влияние может передаваться по нервам в железы, изменяя их выделительную способность, независимо от состояния кровеносных сосудов.

Пригибание внешних щупалец вследствие раздражения железок на пластинке, вызванного многократными прикосновениями или продолжительным соприкосновением с предметами

Центральные железки одного листа были раздражены жесткой кисточкой из верблюжьего волоса; через 70 минут несколько внешних щупалец пригнулось; через 5 часов пригнулись все щупальца, близкие к краю; на следующее утро, приблизительно через 22 часа, они оказались совершенно выпрямившимися. Во всех следующих случаях сроки исчисляются от начала раздражения. У другого листа, с которым я поступил точно так же, небольшое число щупалец загнулось через 20 минут; через 4 часа все щупальца близ края, некоторые самые крайние, а равно и край самого листа загнулись; через 17 часов они снова пришли в обычное, выпрямленное положение. Затем я положил мертвую муху на середину только что упомянутого листа; на следующее утро она была плотно обхвачена; пять дней спустя лист распрямился, и щупальца с железками, окруженными выделением, были снова готовы к действию.

Частицы мяса, мертвые мухи, кусочки бумаги, дерево, высушенный мох, губка, зола, стекло и т. д. многократно помещались на листья; все эти предметы плотно обхватывались в различные промежутки времени, от 1 до 24 часов, и снова освобождались при полном распрямлении листа в промежуток времени от одного-двух до семи или даже десяти дней, сообразно с характером объекта. На один лист, самостоятельно поймавший двух мух и, следовательно, уже закрывшийся и раскрывшийся один раз или, что более вероятно, два раза, я положил свежую муху; через 7 часов она была обхвачена достаточно, а через 21 час вполне хорошо, причем края листа загнулись. Через два с половиной дня лист почти распрямился; так как раздражающим предметом было насекомое, то необычайно короткий период пригибания зависел, без сомнения, от того, что лист недавно приходил в действие. Дав этому листу отдохнуть только один день, я положил на него другую муху, и он опять сомкнулся, но на этот раз очень медленно; все-таки ему удалось совершенно обхватить муху меньше чем через два дня.

Если поместить маленький предмет на железки пластинки с одной стороны листа, как можно ближе к его окружности, щупальца с этой стороны подвергаются действию прежде всех остальных, щупальца же на противоположной стороне гораздо позже или, как часто случалось, вовсе не реагируют. Это было многократно подтверждено посредством опытов с кусочками мяса; но здесь я приведу только случай с крошечной мухой, которая была поймана естественным образом; она была еще жива, когда я нашел ее прилипшей нежными ножками у самого края срединной части пластинки с левой стороны. Краевые щупальца с этой стороны загнулись внутрь и убили муху; спустя некоторое время край листа с этой стороны тоже изогнулся и пробыл в таком положении несколько дней, между тем как ни щупальца, ни край пластинки на противоположной стороне не обнаружили никакой реакции.

Если выбирать молодые, деятельные листья, то неорганические частицы, размером не больше головки маленькой булавки, помещенные на центральные железки, иногда заставляют внешние щупальца загибаться внутрь. Но это происходит гораздо вернее и скорее, если предмет содержит азотистое вещество, которое может быть растворено выделением. Однажды я наблюдал следующий необыкновенный случай: мел-

кие кусочки сырого мяса (которое действует энергичнее всякого другого вещества), бумаги, высушенного мха и стержня пера были помещены на несколько листьев и все они были одинаково хорошо обхвачены часа через два. В других случаях употреблялись вышеупомянутые вещества, или, еще чаще, частицы стекла, угольной золы (взятой из огня), камней, листового золота, высушенной травы, пробки, пропускной бумаги, а также вата и волос, скатанные в маленькие шарики, и эти вещества хотя иногда хорошо обхватывались, часто не вызывали никакого движения внешних щупалец или вызывали движение чрезвычайно слабое и медленное. Однако было доказано, что эти же самые листья находятся в деятельном состоянии, так как они испытывали раздражение и приходили в движение от предметов, дающих растворимое азотистое вещество, каковы кусочки сырого или жареного мяса, вареный яичный желток или белок, кусочки насекомых всех отрядов, пауков и т. д. Приведу только два примера. На пластинки нескольких листьев были положены крошечные мухи, а на другие листья — бумажные шарики, кусочки мха и стержня пера приблизительно одного размера с мухами; эти последние были хорошо обхвачены через несколько часов, между тем как над прочими предметами через 25 часов загнулось лишь очень немного щупалец. Кусочки бумаги, мха и стержня пера были потом удалены с этих листьев, а вместо них были положены кусочки сырого мяса; тогда все щупальца вскоре энергично загнулись.

Далее, частицы угольной золы (весившие несколько более мух, употребленных в последнем опыте) были помещены на середину трех листьев: спустя 19 часов одна из частиц была довольно хорошо обхвачена; вторая была обхвачена очень небольшим числом щупалец; третья же вовсе не была обхвачена. Потом я удалил частицы с двух последних листьев и положил на них только что убитых мух. Они были довольно хорошо обхвачены через 7,5 часа и вполне через 20,5 часа; щупальца оставались пригнутыми много дней. С другой стороны, тот лист, который за 19 часов не вполне хорошо обхватил кусочек золы и которому не было дано мухи, спустя еще 33 часа (т. е. через 52 часа после того, как была положена зола) совершенно распрямился и был снова готов к действию.

На основании этих и многих других опытов, которых не стоит приводить, представляется достоверным, что неорганические вещества или такие органические, на которые не влияет выделение, действуют гораздо медленнее и менее энергично, чем органические тела, дающие растворимое вещество, которое поглощается. Кроме того, я встретил очень мало исключений из того правила, что щупальца остаются сомкнутыми гораздо дольше над органическими телами только что указанного характера, чем над теми, которые не подвергаются действию выделения, или над неорганическими предметами; да и эти исключения, повидимому, объяснялись тем, что лист слишком недавно находился в действии. *

* Г. Циглер высказал удивительное мнение («Comptes rendus», май 1872, стр. 122), будто белковые вещества приобретают свойство вызывать сокращение щупалец у Drosera, если эти вещества подержать одно мгновение в пальцах, тогда как, если их не брать в руки, то они этой способности не проявляют. Ввиду этого я произвел несколько очень тщательных опытов, но результаты не подтвердили этого мнения. Раскаленная докрасна зола бралась из огня, кусочки стекла, бумажной нитки, пропускной бумаги и тонкие ломтики пробки окунались в кипяток; затем частицы помещались (все инструменты, которыми я их трогал, я предварительно окунал в кипяток) на железки нескольких листьев. Все эти частицы действовали совершен-

Пригибание внешних щупалец, непосредственно вызываемое соприкосновением предметов с железками этих щупалец

Я произвел большое число опытов, помещая — при помощи тонкой иглы, смоченной дестиллированной водой, и пользуясь при этом лупой — частицы различных веществ на липкое выделение, окружающее железки внешних щупалец. Я делал опыты как над овальными железками, так и над железками с длинными головками. Когда частица помещена таким образом на отдельную железку, движение щупальца видно особенно хорошо по сравнению с неподвижным положением окружающих щупалец (см. рис. 6). В четырех случаях мелкие частицы сырого мяса вызвали сильное загибание щупалец через промежуток времени от 5 до 6 минут. Другое щупальце, за которым я наблюдал особенно тщательно при подобном опыте, явственно, хотя и слабо, изменило положение через 10 секунд; это движение было наиболее быстрым из виденных мною. В 2 минуты 30 секунд щупальце описало дугу около 45°. Движение, наблюдаемое в лупу, напоминало движение стрелки больших часов. За 5 минут щупальце прошло 90°; когда же я опять посмотрел через 10 минут, частица достигла середины листа; таким образом, все движение было совершено менее чем в 17 минут 30 секунд. В течение нескольких часов этот крошечный кусочек мяса, будучи приведен в соприкосновение с несколькими железками на середине пластинки, подействовал центробежно на внешние щупальца, которые все плотно пригнулись. Кусочки мух были помещены на железки четырех внешних щупалец, расположенных в одной плоскости с пластинкой; из этих кусочков три были перенесены через 35 минут к центру, описав дугу в 180°. Кусочек на четвертом щупальце был очень мал и был перенесен в центр только по прошествии 3 часов. В трех других случаях крошечные мухи или части более крупных мух были перенесены в центр за 1 час 30 минут. В этих семи случаях кусочки или мелкие мухи, перенесенные отдельным щупальцем к центральным железкам, были хорошо обхвачены другими щупальцами спустя промежуток времени от 4 до 10 часов.

Я поместил также только что описанным способом шесть шариков из писчей бумаги (они были скатаны при помощи пинцета, так что я не прикасался к ним пальцами) на железки шести внешних щупалец разных листьев; из них три были перенесены в центр приблизительно через час, а три остальные несколько более чем через 4 часа; но спустя 24 часа только два из шести шариков были хорошо обхвачены прочими щупальцами. Возможно, что выделение растворило следы клея или

но так же, как и другие, которые я намеренно держал некоторое время в руках. Кусочки вареного яйца, отрезанные ножом, вымытым в кипятке, тоже действовали подобно всякому другому животному веществу. На несколько листьев я дышал больше минуты и повторял этот прием три-четыре раза, приближая рот к самым листьям, но и это не произвело действия. В доказательство того, что на листья не влияет запах азотистых веществ, здесь можно прибавить, что кусочки сырого мяса, насаженные на иголки, прикреплялись как можно ближе, но без соприкосновения, к нескольким листьям, однако они не оказали никакого действия. С другой стороны, как мы увидим впоследствии, пары некоторых летучих веществ и жидкостей, как углекислый аммоний, хлороформ, некоторые эфирные масла и т. д., вызывают изгибание. Циглер сообщает еще более необыкновенные сведения относительно свойств животных веществ, побывших в близком соседстве с сернокислым хинином, но не в соприкосновении с ним. Действие солей хинина будет описано в одной из следующих глав. После появления вышеупомянутой работы Циглер выпустил в свет книгу о том же предмете под заглавием «Atonicité et Zoicité», 1874.

животного вещества, бывшего в бумажных шариках. Четыре частицы угольной золы были затем помещены на железки четырех внешних щупалец; одна из них достигла центра через 3 часа 40 минут, вторая через 9 часов, третья через 24 часа, но за 9 часов прошла только часть пути, между тем как четвертая прошла лишь очень короткое расстояние в 24 часа и не продвинулась дальше. Из трех вышеупомянутых кусочков золы, которые в конце концов были перенесены в центр, только один был хорошо обхвачен многими из остальных щупалец. Здесь мы ясно видим, что такие тела, как частицы золы или бумажные шарики, будучи перенесены щупальцами к центральным железкам, действуют совершенно иначе, чем кусочки мух, в смысле приведения в движение окружающих щупалец.

Без тщательной отметки времени движения я произвел много подобных опытов с другими веществами, как, например, с осколками белого и синего стекла, частицами пробки, крошечными кусочками листового золота и т. д. Соотношения числа случаев, когда щупальца достигали центра, или же двигались лишь слегка, или вовсе не двигались, сильно различались между собою. Однажды вечером кусочки стекла и пробки, несколько более крупные, чем я употреблял обыкновенно, были помещены приблизительно на дюжину железок, и на следующее утро, спустя 13 часов, каждое отдельное щупальце перенесло свой маленький груз в центр; но этот результат объясняется необыкновенно большими размерами частиц. В другом случае $^6/_7$ из числа кусочков золы, стекла и нитки, помещенных на отдельные железки, были перенесены по направлению к центру или в самый центр; в третьем случае $^7/_9$, в четвертом $^7/_{12}$, а в последнем только $^7/_{26}$ были таким образом перенесены внутрь, причем незначительность доли зависела здесь, по крайней мере отчасти, от того, что листья были довольно стары и недеятельны. Иногда можно было видеть в сильную лупу, как железка со своей легкой ношей проходила чрезвычайно короткое расстояние, а затем останавливалась; это случалось особенно часто, когда на железки клали крайне мелкие частицы, гораздо меньше тех, размеры которых будут сейчас указаны; таким образом, мы имели здесь почти предел действия.

Я был так поражен малыми размерами частиц, вызывавших сильное загибание щупалец, что счел вполне заслуживающим тщательно определить наименьший размер частицы, способной вызвать ясное действие. Для этой цели измеренные в длину отрезки узкой полоски пропускной бумаги, тонкой бумажной нитки и женского волоса были тщательно взвешены для меня м-ром Тренгемом Риксом на превосходных весах в лаборатории на Джермин-Стрит. Затем отрезáли короткие кусочки бумаги, нитки и волоса и измеряли их микрометром, так что легко можно было вычислить и их вес. Кусочки эти помещались на липкое выделение, окружающее железки внешних щупалец, с вышеописанными предосторожностями, и я уверен, что самая железка ни разу не была затронута; впрочем, единичное прикосновение и не произвело бы никакого действия. Клочок пропускной бумаги, весивший $^1/_{465}$ грана, был помещен так, что лежал одновременно на трех железках, и все три щупальца медленно загнулись внутрь; итак, если предположить, что вес распределялся равномерно, каждая железка могла испытывать давление только $^1/_{1395}$ грана, или 0,0464 миллиграмма. Был сделан опыт с пятью почти равными кусочками бумажной нитки, и все они подействовали. Самый короткий из них имел $^1/_{50}$ дюйма в длину и весил $^1/_{8197}$ грана. В этом случае щупальце значительно загнулось через 1 час 30 ми-

нут, а через 1 час 40 минут кусочек нитки был перенесен в центр листа. Далее, два кусочка от более тонкого конца женского волоса, из которых один имел $^{18}/_{1000}$ дюйма в длину и весил $^{1}/_{35714}$ грана, а другой имел $^{19}/_{1000}$ дюйма в длину и весил, конечно, несколько более, были положены на две железки с противоположных сторон одного и того же листа. Оба эти щупальца загнулись на половину расстояния к центру через 1 час 10 минут, причем все остальные многочисленные щупальца, окружавшие тот же лист, остались неподвижными. Вид одного этого листа с несомненностью доказывал, что таких крошечных частиц было достаточно, чтобы заставить щупальца согнуться. Всего было положено десять таких кусочков волоса на десять железок нескольких листьев, и из них семь заметным образом привели щупальца в движение. Самая мелкая частица, с которой был сделан опыт и которая явственно подействовала, имела только $^{8}/_{1000}$ дюйма (0,203 миллиметра) в длину и весила $^{1}/_{78740}$ грана, или 0.000822 миллиграмма. Во всех этих случаях не только было заметно загибание щупалец, но и пурпурная жидкость внутри их клеток подверглась аггрегации, образуя маленькие комочки протоплазмы, как будет описано в следующей главе; аггрегация была так явственна, что я свободно мог бы по одному этому признаку отобрать под микроскопом все щупальца, перенесшие свои легкие грузы к центру, из сотен прочих щупалец на тех же листьях, не обнаруживших такой реакции.

Мое удивление было сильно возбуждено не только мельчайшими размерами частиц, вызывавших движение, но и способом, которым они могут действовать на железки; ибо нужно помнить, что частицы клались с величайшею осторожностью на выпуклую поверхность выделения. Сначала я думал, — но, как теперь мне известно, ошибочно, — что частицы с таким малым удельным весом, как кусочки пробки, нитки и бумаги, совсем не приходят в соприкосновение с поверхностями железок. Частицы не могут действовать простым прибавлением своего веса к весу выделения, потому что я многократно прибавлял капельки воды, во много раз тяжелее частиц, но они ни разу не произвели действия. Повреждения, наносимые выделению, тоже не оказывают никакого действия: я вытягивал из него посредством иглы длинные нити, прикреплял их к какому-нибудь соседнему предмету и оставлял так целыми часами; однако щупальца оставались неподвижными.

Я тщательно удалил также выделение с четырех железок заостренным клочком пропускной бумаги, так что они были выставлены на воздух некоторое время обнаженными, но и это не вызвало движения; а между тем эти железки были способны к деятельности, потому что, по прошествии 24 часов, при испытании кусочками мяса, все они вскоре изогнулись. Тогда мне пришла мысль, что частицы, плавая на выделении, могли отбрасывать тень на железки, которые, быть может, чувствительны к ослаблению света. Хотя это казалось совершенно невероятным, так как мелкие и тонкие осколочки бесцветного стекла оказывали сильное действие, тем не менее по наступлении темноты я положил как можно быстрее, при свете одной сальной свечи, частицы пробки и стекла на железки дюжины щупалец, а также несколько кусочков мяса на другие железки и покрыл их так, что не мог попасть ни один луч света; однако к следующему утру, спустя 13 часов, все частицы были перенесены к центру листьев.

Эти отрицательные результаты побудили меня предпринять ряд других опытов: я помещал частицы на поверхность капель выделения, наблюдая как можно внимательнее, проникают ли они сквозь него

и прикасаются ли к поверхности железок. Выделение, вследствие собственного веса, обыкновенно образует на нижних сторонах железок более толстый слой, чем на верхних, каково бы ни было положение щупалец. Были сделаны пробы с крошечными кусочками сухой пробки, нитки, пропускной бумаги и угольной золы, какие употреблялись и раньше; теперь я заметил, что они поглощают в течение нескольких минут гораздо больше выделения, чем я считал возможным; а так как они были положены на верхнюю поверхность выделения, где оно всегда тоньше, то они часто спустя некоторое время опускались и приходили в соприкосновение по крайней мере с какой-нибудь одной точкой железки. Что касается мелких осколочков стекла и частиц волоса, то я заметил, что выделение медленно распространялось тонким слоем по их поверхностям, вследствие чего и они также оттягивались вниз или в сторону, и таким образом часто один конец их или какой-нибудь крошечный выступ приходил рано или поздно в соприкосновение с железкой.

В предыдущих и последующих случаях дрожание, которому постоянно подвержена мебель в каждой комнате, вероятно содействовало тому, что частицы приходили в соприкосновение с железками. Но так как иногда бывало трудно, вследствие преломления света выделением, убедиться, находятся ли частицы в соприкосновении с железками, я сделал следующий опыт. Чрезвычайно мелкие частицы стекла, волоса и пробки были осторожно помещены на капли, окружавшие несколько железок, и лишь очень немногие щупальца пришли в движение. Те, которые не обнаружили реакции, были оставлены приблизительно на полчаса; затем частицы были несколько раз сдвинуты или перевернуты тонкой иглой под микроскопом, причем железки не были тронуты. Теперь по прошествии немногих минут почти все до тех пор неподвижные щупальца задвигались; это движение, без сомнения, было вызвано тем, что один конец или какой-нибудь выступ частиц пришел в соприкосновение с поверхностью железок. Но так как частицы были чрезвычайно мелки, движение было слабо.

Наконец, я брал растолченное в мелкие осколки темносинее стекло, чтобы можно было лучше различать острия частиц, когда они погрузятся в выделение; тринадцать таких частиц были приведены в соприкосновение с висящей и поэтому более толстой частью капель, окружавших такое же число железок. Пять щупалец начали двигаться спустя несколько минут, и в этих случаях я ясно видел, что частицы прикасались к нижней поверхности железки. Шестое щупальце задвигалось через 1 час 45 минут, и частица находилась теперь в соприкосновении с железкой, чего раньше не было. То же самое произошло и с седьмым щупальцем, но его движение началось только через 3 часа 45 минут. Остальные шесть щупалец вовсе не пришли в движение за все время наблюдения, а частицы, повидимому, так и не пришли в соприкосновение с поверхностями железок.

Из этих опытов мы видим, что под воздействием помещенных на железки частиц, не содержащих растворимого вещества, щупальца часто начинают загибаться спустя промежуток времени от одной до пяти минут и что в таких случаях частицы с самого начала находились в соприкосновении с поверхностями железок. Если щупальца остаются неподвижными гораздо дольше, именно от получаса до трех-четырех часов, то это значит, что частицы не сразу пришли в соприкосновение с железками либо вследствие поглощения выделения частицами, либо же вследствие постепенного распространения выделения по ним, а так-

же вследствие обусловленного этим более быстрого испарения выделения. Когда щупальца совсем не движутся, то это значит, что частицы так и не пришли в соприкосновение с железками, либо же в некоторых случаях щупальца могли находиться в недеятельном состоянии. Для возбуждения движения необходимо, чтобы частицы действительно оставались лежать на железках, так как для этого недостаточно прикосновения какого-нибудь твердого тела, хотя бы оно было повторено один, два или даже три раза.

Здесь можно привести еще один опыт, показывающий, что чрезвычайно мелкие частицы действуют на железки, погруженные в воду. Гран сернокислого хинина был растворен в унции воды, которая потом не фильтровалась; поместив три листа в девяносто минимов[6] этой жидкости, я был очень удивлен, когда нашел, что все три листа сильно загнулись через 15 минут: я знал из прежних опытов, что раствор не действует с такой быстротой. Я сейчас же подумал, что частицы нерастворившейся соли, плававшие вследствие своей легкости, могли прийти в соприкосновение с железками и вызвать это быстрое движение. Поэтому я прибавил к некоторому количеству дестиллированной воды щепоть совершенно невинного вещества, именно осажденной углекислой извести, которая состоит из чрезвычайно тонкого порошка; я взболтал смесь и получил таким образом жидкость, похожую на снятое молоко. Два листа были погружены в нее, и через 6 минут почти все щупальца оказались сильно загнутыми. Я поместил один из этих листьев под микроскопом и увидал бесчисленные частицы извести, приставшие к внешней поверхности выделения. Однако некоторые проникли в него и лежали на поверхностях железок; эти-то частицы, без сомнения, и вызвали загибание щупалец. При погружении листа в воду выделение мгновенно сильно набухает; я предполагаю, что оно кое-где дает трещины, так что внутрь проникают маленькие струйки воды. Если это так, мы можем понять, каким образом частицы извести, лежавшие на поверхностях железок, проникли в выделение. Всякий, кто перетирал пальцами осажденную известь, наверно, заметил, до какой степени тонок порошок. Несомненно, должен существовать предел, за которым частица будет чересчур мала для действия на железку; но каков этот предел,— я не знаю. Я часто видел осевшие из воздуха волокна и пыль на железках растений, которые содержались в моей комнате; но такие частицы лежали на поверхности выделения и никогда не достигали самой железки.

Наконец, необыкновенен тот факт, что маленький кусочек мягкой нитки длиною в $^1/_{50}$ дюйма и весом в $^1/_{8197}$ грана (0,000822 миллиграмма), или частицы осажденной извести, пролежав короткое время на железке, вызывают какое-то изменение в ее клетках, заставляя их передавать двигательный импульс через всю длину ножки, состоящей приблизительно из двадцати клеток, основной ее части, причем эта часть изгибается, а щупальца описывают дугу свыше 180°. Когда мы будем рассматривать аггрегацию протоплазмы, мы получим обильные доказательства того, что содержимое клеток в железках, а затем и в ножках очень заметно реагирует на давление крошечных частиц. Но это явление еще гораздо замечательнее, чем было до сих пор изложено, так как липкое и густое выделение поддерживает частицы; тем не менее частицы, даже мельче приведенного размера, придя вышеуказанным способом, вследствие неуловимо медленного продвижения, в соприкосновение с поверхностью железки, оказывают на нее действие, и щупальце

сгибается. Давление, оказываемое частицей волоса, весящей только $^1/_{78740}$ грана и поддерживаемой густой жидкостью, должно быть непостижимо мало. Мы можем предположить, что оно едва ли достигает миллионной доли грана; впоследствии же мы увидим, что углекислый аммоний в растворе, в количестве гораздо меньшем миллионной части грана, при поглощении его железкой, действует на нее и вызывает движение. Кусочек волоса в $^1/_{50}$ дюйма длиною и, следовательно, гораздо больше тех, которые употреблялись в вышеприведенных опытах, не ощущался, когда я положил его на язык; и крайне сомнительно, испытал ли бы какой-либо нерв человеческого тела, даже в воспаленном состоянии, какое-либо раздражение от такой частицы, поддерживаемой густой жидкостью и медленно приводимой в соприкосновение с нервом. Однако клетки железок у Drosera раздражаются таким образом и передают двигательный импульс отдаленной точке, вызывая движение. Мне кажется, что в растительном царстве едва ли наблюдался факт замечательнее этого.[7]

Пригибание внешних щупалец при раздражении их железок многократными прикосновениями

Мы уже видели, что центральные железки при раздражении их легким прикосновением передают двигательный импульс внешним щупальцам, заставляя их загибаться; теперь нам предстоит рассмотреть явления, которые наступают, если трогать самые железки внешних щупалец. В разное время я трогал большое число железок только по разу иглой или тонкой кисточкой, настолько жесткой, что она сгибала все гибкое щупальце; хотя это должно было оказывать давление в тысячу раз большее, чем вес вышеописанных частиц, ни одно щупальце не двинулось. В другом случае я трогал сорок пять железок на одиннадцати листьях по разу, по два, даже по три раза, иглою или жесткой щетинкой. Я делал это как можно быстрее, но с силой, достаточной для того, чтобы согнуть щупальца; однако только шесть из них образовали изгибы: три отчетливо, а три слегка. Чтобы проверить, находятся ли эти щупальца, не обнаружившие реакции, в деятельном состоянии, кусочки мяса были помещены на десять из них, и все они вскоре сильно загнулись. С другой стороны, когда я ударял по большому числу железок по четыре, по пяти или по шести раз с прежней силой, употребляя иглу или острый осколок стекла, загибалось гораздо большее относительное число щупалец; но результат был такой неопределенный, что казался случайным. Например, я ударил вышеприведенным способом по трем железкам, случайно оказавшимся крайне чувствительными, и все три загнулись почти с такою же скоростью, как если бы на них были положены кусочки мяса. В другом случае я сильно тронул по одному разу значительное число железок, и ни одно щупальце не двинулось; но когда несколько часов спустя я тронул эти же самые железки по четыре, по пяти раз иглою, несколько щупалец вскоре загнулось.

Тот факт, что единичное прикосновение и даже два или три прикосновения не вызывают изгиба, должен приносить некоторую пользу растению, так как во время бурной погоды высокие стебли злаков или другие растущие вблизи растения не могут не задевать случайно за железки; было бы очень вредно, если бы щупальца таким образом приводились в действие, так как акт выпрямления берет не мало вре-

мени, а щупальца не могут ловить добычу, пока не выпрямятся. С другой стороны, крайняя чувствительность к легкому давлению в высшей степени полезна для растения; как мы видели, если нежные ножки крошечного барахтающегося насекомого нажмут хотя бы совсем легко на поверхность двух-трех железок, то щупальца, несущие эти железки, вскоре загибаются внутрь и переносят насекомое вместе с собою в центр, заставляя через некоторое время все краевые щупальца обхватить его. Тем не менее движения растения не вполне приспособлены к его потребностям, так как если ветер занесет на пластинку кусочек сухого мха, торфа или другой сор, что часто случается, то щупальца обхватывают его без пользы для себя. Впрочем, они скоро обнаруживают свою ошибку и освобождают такие непитательные предметы.

Замечателен также тот факт, что падение водяных капель с высоты, в виде ли естественного или искусственного дождя, не вызывает движения щупалец; между тем, капли должны ударять железки со значительной силой, особенно после того, как все выделение смыто крупным дождем; а это случается часто, хотя выделение так липко, что его трудно удалить, если просто полоскать листья в воде. Если падающие водяные капли мелки, они пристают к выделению, вес которого, как выше замечено, должен увеличиваться при этом гораздо больше, чем от прибавления крошечных частиц твердого вещества. Однако капли никогда не вызывают загибания щупалец. Очевидно, было бы большим злом для растения (как и при случайных прикосновениях), если бы щупальца приходили в раздражение и загибались от каждого ливня; но это зло устраняется либо тем, что железки благодаря привычке сделались нечувствительными к ударам и продолжительному давлению водяных капель, либо тем, что они с самого начала были чувствительны только к соприкосновению с твердыми телами. Впоследствии мы увидим, что волоски на листьях Dionaea также нечувствительны к толчкам, получаемым от жидкостей, хотя они крайне чувствительны к мгновенным прикосновениям любого твердого тела.

Если отрезать острыми ножницами ножку щупальца как раз под самой железкой, щупальце обыкновенно загибается. Я производил этот опыт несколько раз, будучи очень удивлен этим фактом, так как все прочие части ножки нечувствительны ни к какому раздражению. Эти лишенные головок щупальца спустя некоторое время выпрямляются; впрочем, я еще вернусь к этому предмету. С другой стороны, мне иногда удавалось раздавить железку пинцетом, но это не вызывало загибания. В последнем случае щупальца кажутся парализованными, что происходит также в результате действия очень крепких растворов некоторых солей и очень высокой температуры, тогда как более слабые растворы тех же солей и более умеренное нагревание вызывают движение. Мы увидим также в дальнейших главах, что различные другие жидкости, некоторые пары, кислород (после того, как растение было на некоторое время изъято из его действия) вызывают изгибание; такое же следствие вызывает и индуктивный гальванический ток. *

* Мой сын Френсис, руководствуясь наблюдениями д-ра Бэрдона Сандерсона над Dionaea, нашел, что если воткнуть две иглы в пластинку листа Drosera, щупальца не двигаются; но если воткнуть подобные же иглы, соединив их со вторичной спиралью индукционного аппарата Дюбуа, щупальца загибаются внутрь через несколько минут. Мой сын надеется в скором времени напечатать отчет о своих наблюдениях.

ГЛАВА III

АГГРЕГАЦИЯ ПРОТОПЛАЗМЫ ВНУТРИ КЛЕТОК ЩУПАЛЕЦ

Характер клеточного содержимого до аггрегации.— Различные причины, вызывающие аггрегацию.— Процесс начинается внутри железок и идет вниз по щупальцам.— Описание образовавшихся вследствие аггрегации масс и их произвольных движений. — Токи протоплазмы вдоль клеточных стенок.— Действие углекислого аммония.— Крупинки в протоплазме, текущей вдоль стенок, сливаются с центральными массами. — Чрезвычайно малое количество углекислого аммония вызывает аггрегацию. —Действие других аммиачных солей.— Действие других веществ, органических жидкостей и пр. —Действие воды.— Действие нагревания.— Обратное растворение масс, образовавшихся вследствие аггрегации.— Ближайшие причины аггрегации протоплазмы.— Краткий обзор и заключительные замечания.— Дополнительные наблюдения над аггрегацией в корнях растений.

Я прерву здесь описание движений листьев и опишу явление аггрегации, о котором я уже поминал. Если рассматривать щупальца молодого, но вполне созревшего листа, который никогда не приходил в раздражение и не изгибался, то клетки, образующие ножки, представляются наполненными однородной пурпурной жидкостью.[8] Стенки выстланы слоем бесцветной циркулирующей протоплазмы; но это видно гораздо отчетливее после того, как процесс аггрегации отчасти совершится, чем до того. Пурпурная жидкость, выступающая из раздавленного щупальца, несколько вязка и не смешивается с окружающей водой; она содержит много хлопьевидного или зернистого вещества. Но это вещество могло образоваться вследствие того, что клеточки были раздавлены, причем в них почти мгновенно произошла некоторая аггрегация.

Если рассматривать щупальце через несколько часов после того, как железка была раздражена многократными прикосновениями или положенной на нее неорганической или органической частицей, или поглощением некоторых жидкостей, оно представляет совершенно измененный вид. Клеточки теперь не наполнены однородной пурпурной жидкостью, а содержат массы пурпурного вещества, взвешенные в бесцветной или почти бесцветной жидкости и имеющие различную форму. Это изменение так заметно, что его можно видеть в слабую лупу, а иногда даже невооруженным глазом; щупальца теперь представляются крапчатыми, так что легко можно найти щупальце, претерпевшее такое изменение, среди всех других. Такой же результат получается, если железки на пластинке листа приведены в раздражение каким бы то ни было образом так, чтобы пригнулись внешние щупальца; их содержимое оказывается тогда в состоянии аггрегации, хотя к их железкам еще не прикасался никакой предмет. Но аггрегация может происходить независимо от загибания, как мы сей-

час увидим. Какой бы причиной ни был вызван этот процесс, он начинается внутри железок, а затем идет вниз по щупальцам. В верхних клетках ножек его можно наблюдать гораздо явственнее, чем внутри железок, так как последние несколько мутны. Вскоре после выпрямления щупалец все маленькие массы протоплазмы опять растворяются, и пурпурная жидкость внутри железок становится такой же однородной и прозрачной, какой была раньше. Процесс обратного растворения идет вверх от оснований щупалец к железкам, следовательно, в направлении, обратном процессу аггрегации. Щупальца в состоянии аггрегации были показаны проф. Гексли, д-ру Гукеру и д-ру Бэрдон Сандерсону, которые наблюдали изменения под микроскопом и были очень удивлены всем этим явлением.

Маленькие комочки претерпевшего аггрегацию вещества имеют самую разнообразную форму, часто сферическую или овальную, иногда они очень вытянуты или совершенно неправильны с нитеобразными, похожими на бусы, или булавовидными выступами. Они состоят из густого, повидимому, вязкого вещества, которое во внешних щупальцах бывает красноватого цвета, а в коротких щупальцах на пластинке — зеленоватого. Эти маленькие массы беспрерывно изменяют форму и положение, никогда не оставаясь в покое. Один комочек часто разделяется на два, которые потом опять соединяются. Их движения довольно медленны и походят на движения амеб или белых кровяных телец. Из этого мы можем заключить, что они состоят из протоплазмы.[9] Если зарисовывать их форму через промежутки в несколько минут, то неизменно оказывается, что форма их подверглась большим изменениям. Одна и та же клеточка подвергалась наблюдениям в продолжение нескольких часов. Здесь приведены восемь грубых, но точных изображений одной и той же клетки (рис. 7), сделанных через промежутки от 2 до 3 мин.; они иллюстрируют некоторые из простейших и самых обыкновенных изменений. Клетка A, когда ее рисовали в первый раз, состояла из двух соприкасающихся овальных масс пурпурной протоплазмы. Эти массы разделились, как показано в B, затем снова соединились, как показано в C. После следующего промежутка наблюдалось очень обыкновенное явление — D, а именно, образование крошечного шарика на одном конце удлиненной массы. Он быстро увеличился, как показано в E, затем был снова поглощен — F; к этому времени другой шарик образовался на противоположном конце.

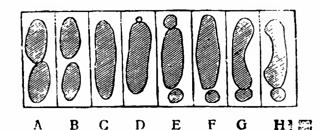


Рис. 7. *Drosera rotundifolia*

Схематическое изображение одной и той же клетки щупальца, показывающее различные последовательные формы протоплазмы, которая подверглась аггрегации.

Клетка, изображенная на рис. 7, была взята из щупальца одного темнокрасного листа, поймавшего маленькую ночную бабочку, и была рассмотрена под водою. Так как я думал сначала, что движения масс могут зависеть от поглощения воды, я поместил на один лист муху, и когда через 18 часов все щупальца хорошо загнулись, они были рассмотрены без погружения в воду. Изображенная здесь клетка (рис. 8) была взята из этого листа и нарисована восемь раз в продолжение 15 минут. Эти наброски представляют некоторые из наиболее замечательных изменений, которым подвергалась протоплазма. Сначала у основания клетки 1 находилась маленькая масса на короткой ножке и масса побольше

у верхнего конца; они представлялись совершенно раздельными. Тем не менее они могли быть соединены тонкой, невидимой нитью протоплазмы, потому что в двух других случаях, когда одна масса быстро увеличивалась, а другая в той же самой клетке быстро уменьшалась, я был в состоянии, изменяя освещение и употребляя сильное увеличение, заметить чрезвычайно тонкую связующую нить, через которую, очевидно, сообщались между собой оба комочка. С другой стороны, иногда бывает видно, как такие связующие нити разрываются, и тогда их концы быстро приобретают булавовидную форму. Другие наброски на рис. 8 показывают последовательно возникавшие формы.

Вскоре после того, как пурпурная жидкость внутри клеток подверглась аггрегации, комочки плавают в бесцветной или почти бесцветной жидкости; слой белой зернистой протоплазмы, текущей вдоль стенок, теперь виден гораздо яснее. Поток течет с непостоянной скоростью, по одной стенке вверх, а по противоположной — вниз, поперек же узких концов удлиненных клеток обыкновенно с меньшею скоростью, повторяя все время такое круговое движение. Но иногда ток прекращается. Движение часто бывает волнообразно, и гребни волн иногда тянутся поперек клетки почти во всю ее ширину, а затем опять спадают. Шарики протоплазмы, повидимому, совершенно свободные, часто увлекаются потоком и движутся вокруг клеток, а нити, прикрепленные к центральным массам, колышутся взад и вперед, как бы пытаясь освободиться. В общем, такая клеточка, с постоянно меняющимися центральными массами и слоем протоплазмы, текущей вокруг стенок, представляет удивительную картину жизненной деятельности.

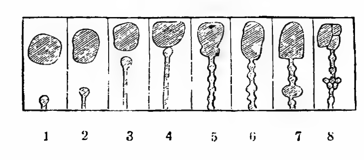


Рис. 8. *Drosera rotundifolia*

Схематическое изображение одной и той же клетки щупальца, показывающее различные последовательные формы протоплазмы, которая подверглась аггрегации.

Было произведено много наблюдений над содержимым клеток во время самого процесса аггрегации, но я разберу подробно только несколько различных случаев. Маленькая часть листа была отрезана и помещена под большое увеличение, а железки очень осторожно зажаты в компрессорий.[10] Через 15 минут я ясно увидел мельчайшие шарики протоплазмы, собиравшиеся в пурпурной жидкости; размеры их быстро увеличились как внутри клеток железок, так и на верхних концах ножек. Частицы стекла, пробки и золы также были помещены на железки многих щупалец; через 1 час несколько щупалец загнулось, но спустя 1 час 35 минут аггрегации еще не было. Другие щупальца с этими частицами были рассмотрены через 8 часов, и теперь во всех их клетках уже произошла аггрегация; то же самое случилось с клетками внешних щупалец, пригнутых вследствие раздражения, передавшегося от железок пластинки, на которых лежали перенесенные частицы. То же самое произошло с короткими щупальцами по краям пластинки, еще не пригнувшимися. Последний факт показывает, что процесс аггрегации не зависит от пригибания щупалец, чему мы действительно имеем много других доказательств. Далее, были тщательно рассмотрены внешние щупальца на трех листьях, и оказалось, что они содержат только однородную пурпурную жидкость; маленькие кусочки нитки были затем помещены на железки трех из них, и 22 часа спустя пурпурная жидкость в их клетках почти до самых их оснований аггрегировала в бесчисленные шарообразные,

удлиненные или нитевидные комочки протоплазмы. Несколько ранее на середину пластинки были помещены кусочки нитки, что заставило все остальные щупальца немного пригнуться; в их клетках точно так же произошла аггрегация; однако следует заметить, что она не дошла еще до их оснований, но ограничивалась клетками, лежащими под самыми железками.

Не только многократные прикосновения к железкам * и соприкосновение их с крошечными частицами вызывают аггрегацию: если даже срезать железки с верхушек ножек, без повреждения самих железок, то этим вызывается умеренная аггрегация в обезглавленных щупальцах, после того как они загнутся. С другой стороны, если внезапно раздавить железки пинцетом, что я пробовал делать шесть раз, щупальца словно парализуются столь сильным потрясением, так как не пригибаются и не обнаруживают никаких признаков аггрегации.

Углекислый аммоний.— Из всех факторов, вызывающих аггрегацию, по моим наблюдениям, раствор углекислого аммония действует быстрее и сильнее всего. Какова бы ни была его крепость, железки всегда первыми подвергаются действию и вскоре становятся совершенно непрозрачными, так что кажутся черными. Например, я поместил лист в несколько капель крепкого раствора, именно одну часть соли на 146 частей воды (или 3 грана на 1 унцию), и наблюдал его при большом увеличении. Все железки начали темнеть через 10 секунд, а через 13 секунд потемнели значительно. Через 1 минуту можно было видеть мельчайшие шарообразные комочки протоплазмы, появлявшиеся в клетках ножек под самыми железками, а также в подушечках, на которых лежат краевые железки с длинными головками. В нескольких случаях процесс распространился вниз по ножкам на расстояние, вдвое или втрое превышавшее длину железок, приблизительно в 10 минут. Интересно было наблюдать мгновенную остановку процесса у каждой поперечной перегородки между двумя клетками и затем видеть, как прозрачное содержимое следующей внизу клетки почти с быстротой молнии превращалось в туманную массу. В нижней части ножек действие распространялось медленнее: проходило около 20 минут прежде, чем первая половина клеток на длинных краевых щупальцах и на щупальцах близ края приходила в состояние аггрегации.

Что углекислый аммоний поглощается железками, мы можем заключить не только по быстроте его действия, но также и по некоторому отличию его действия от действия других солей. Так как железки в состоянии раздражения выделяют кислоту, принадлежащую к ряду уксусной, то углекислый аммоний, вероятно, тотчас же превращается в соль этого ряда, и мы сейчас увидим, что уксуснокислый аммоний вызывает аггрегацию почти так же энергично, как и углекислый. Если прибавить несколько капель раствора углекислого аммония, одну часть на 437 частей воды (или 1 гран на 1 унцию), к пурпурной жидкости, выступающей из раздавленных щупалец, или накапать их на бумагу, запачканную от трения о щупальца, то жидкость и бумага принимают бледный грязно-зеленый цвет. Тем не менее, некоторое количество пурпурного вещества еще можно было найти спустя 1 час 30 минут внутри железок листа, оставленного в растворе двойной крепости (именно 2 грана на 1 унцию); через 24 часа клетки ножек под самыми железками еще содержали шарики протоплазмы прекрасного пурпурного цвета. Эти факты доказывают, что аммоний вошел не в виде углекислой соли, иначе окраска была бы утрачена. Впрочем, мне иногда случалось наблюдать, особенно при погружении в раствор щупалец с длинными головками, сидящими по краям очень бледных листьев, что как железки, так и верхние клетки ножек обесцвечиваются; я предполагаю, что в этих случаях

* Судя по одному описанию наблюдений г. Геккеля, на которое я только что увидел ссылку в «Gardener's Chronicle» (10 окт. 1874 г.), он как будто наблюдал подобное же явление в тычинках барбариса, после того как они были раздражены прикосновением и двигались; ибо он говорит: «содержимое каждой отдельной клетки скопляется в центре полости».

углекислый аммоний поглощался без изменения. Описанное выше явление, а именно то, что процесс аггрегации останавливается на короткое время у каждой поперечной стенки, производит впечатление, будто какое-то вещество проходит вниз из клетки в клетку. Но так как клетки одна за другою подвергаются аггрегации и тогда, когда на железки помещены неорганические и нерастворимые частицы, то процесс, по крайней мере в этих случаях, должен быть молекулярным изменением, передаваемым железками независимо от поглощения какого бы то ни было вещества. Возможно, что то же самое происходит при употреблении углекислого аммония. Впрочем, так как аггрегация, вызываемая этою солью, спускается по щупальцам с большею скоростью, чем при помещении на железки нерастворимых частиц, то, вероятно, аммоний в какой-нибудь форме не только поглощается железками, но и проходит вниз по щупальцам.

Рассмотрев один лист под водою и найдя содержимое клеток однородным, я поместил его в несколько капель раствора углекислого аммония, одну часть на 437 ч. воды, и стал наблюдать клетки, расположенные непосредственно под железками, не употребляя, однако, очень большого увеличения. Через 3 м. аггрегации не было видно, но спустя 15 м. образовались мелкие шарики протоплазмы, особенно под краевыми железками, имеющими длинные головки; однако в этом случае процесс происходил необыкновенно медленно. Через 25 м. значительные шарообразные массы находились в клетках ножек на протяжении, приблизительно равном длине железок, а через 3 ч.— на протяжении трети или половины всего щупальца.

Если щупальца с клетками, содержащими лишь весьма бледную жидкость и, повидимому, малое количество протоплазмы, поместить в несколько капель слабого раствора углекислого аммония, одну часть на 4375 частей воды (1 гран на 10 унций), и тщательно наблюдать при большом увеличении чрезвычайно прозрачные клетки под железками, можно видеть, как они сначала становятся несколько туманными вследствие образования бесчисленных едва заметных зернышек,[11] которые быстро увеличиваются либо от слияния, либо оттого, что притягивают большее количество протоплазмы из окружающей жидкости. В одном случае я выбрал особенно бледный лист и поместил на него под микроскопом одну каплю более крепкого раствора— одну часть на 437 частей воды; в этом случае содержимое клеток не затуманилось, но через 10 минут можно было заметить крошечные неправильные зернышки протоплазмы, которые скоро разрослись в неправильные массы и в крупинки зеленоватого или очень бледного пурпурного цвета; однако они ни разу не образовали настоящих шариков, хотя беспрестанно изменяли форму и положение.

При умеренно красных листьях первым действием раствора углекислого аммония обыкновенно бывает образование двух-трех или нескольких мельчайших пурпурных шариков, быстро увеличивающихся в объеме. Чтобы дать понятие о скорости, с которой увеличиваются в объеме такие шарики, можно упомянуть, что на довольно бледный пурпурный лист, помещенный под стеклянную пластинку, была положена капля раствора, одна часть соли в 292 частях воды, и через 13 минут образовалось небольшое число крошечных шариков протоплазмы; один из них спустя 2 часа 30 минут был величиною около двух третей диаметра клетки. Через 4 часа 25 минут он почти сравнялся с клеткой в диаметре, и образовался второй шарик приблизительно в половину величины первого, вместе с несколькими другими, очень мелкими. Через 6 часов жидкость, в которой плавали эти шарики, была почти бесцветна. Через 8 часов 35 минут (постоянно считая от момента прибавления раствора) появились четыре новых мелких шарика. На следующее утро, спустя 22 часа, оказалось, кроме двух больших шариков, семь шариков поменьше, плававших в совершенно бесцветной жидкости, в которой находилось некоторое количество хлопьевидного зеленоватого вещества.

В начале процесса аггрегации, особенно в темнокрасных листьях, содержимое клеток часто представляет иной вид, как будто слой протоплазмы (первичный ме-

шочек), выстилающий клетки, отделился и, сморщившись, отстал от стенок, образовав таким образом пурпурный мешочек неправильной формы. Кроме раствора углекислого аммония, и другие жидкости, например настой сырого мяса, оказывают точно такое же действие. Но отставание первичного мешочка, несомненно, представляет собою кажущееся явление,* так как до прибавления раствора я видел в нескольких случаях, что стенки были выстланы бесцветной текущей протоплазмой и что после образования мешкообразных масс протоплазма явственно продолжала течь вдоль стенок, даже яснее прежнего. Казалось даже, будто ток протоплазмы усилился от действия углекислого аммония, но не было возможности убедиться, действительно ли это так. Мешкообразные массы вскоре после своего образования начинают медленно скользить вокруг клеток, по временам давая выступы, которые отделяются, образуя маленькие шарики; другие шарики появляются в жидкости, окружающей мешочки, и эти шарики движутся гораздо быстрее. Что маленькие шарики отделены друг от друга, часто бывает видно из того, что то один, то другой уходит вперед; иногда они вращаются один около другого. Мне случалось видеть, что шарики этого рода двигались не кругом клетки, а вверх и вниз по одной и той же стороне ее. Спустя некоторое время мешкообразные массы обыкновенно разделяются на две округлые или овальные массы, а эти последние подвергаются изменениям, показанным на рис. 7 и 8. В других случаях шарики появляются внутри мешочков, они сливаются и делятся в бесконечном ряде изменений.

После того, как листья пробыли несколько часов в растворе углекислого аммония и произошла полная аггрегация, ток протоплазмы по стенкам клеток перестает быть видимым; я наблюдал этот факт несколько раз, но приведу только один пример. Бледнопурпурный лист был помещен в несколько капель раствора, одна часть соли на 292 части воды; через 2 часа образовалось несколько красивых пурпурных шариков в верхних клетках ножек, причем ток протоплазмы вокруг их стенок был виден еще вполне отчетливо; но по прошествии еще 4 часов, в продолжение которых образовалось много других шариков, тока уже нельзя было различить при самом тщательном наблюдении; это, без сомнения, зависело от того, что содержавшиеся в плазме крупинки соединились с шариками, так что ничего не осталось, по чему можно было бы заметить движение прозрачной протоплазмы. Но мелкие прозрачные шарики продолжали двигаться вверх и вниз по клеткам, показывая, что течение все еще существует. То же самое было и на следующее утро, 22 часа спустя; за это время образовалось несколько новых мелких шариков; они переходили от одной стороны к другой и меняли положение, доказывая, что течение не прекратилось, хотя тока протоплазмы не было видно. Впрочем, в другом случае была видна струя, текущая вокруг клеточных стенок сильного, густо окрашенного листа, после того как он пробыл 24 часа в довольно крепком растворе, именно одна часть углекислого аммония на 218 частей воды. Следовательно, этот лист был мало или вовсе не был поврежден от погружения на такой срок в вышеуказанный раствор двух гран соли на унцию воды; затем, когда он пробыл 24 часа в воде, образовавшиеся от аггрегации массы во многих клетках снова растворились точно так же, как это происходит в листьях в естественном состоянии, когда они снова распрямляются после поимки насекомых.

В листе, пробывшем 22 часа в растворе одной части углекислого аммония на 292 части воды, несколько шариков протоплазмы (образованных делением мешкообразной массы) были осторожно прижаты покровным стеклышком и затем рассмотрены при большом увеличении. Теперь они были явственно разделены очень резкими лучистыми трещинами или разбились на отдельные осколки с острыми краями:

* У других растений я часто встречал явление, казавшееся мне настоящим отставанием первичного мешочка от клеточных стенок; оно вызывается раствором углекислого аммония, но бывает также следствием механических повреждений.

они были тверды до самого центра. В более крупных расколовшихся шариках центральная часть была менее прозрачна, темнее окрашена и менее хрупка, чем внешняя; в некоторых случаях только последняя была пронизана трещинами. Во многих шариках линия, отделявшая внешнюю часть от внутренней, была довольно ясно обозначена. Внешние части были совершенно того же очень бледного пурпурного цвета, как и образовавшиеся после всех более мелкие шарики; последние не содержали темного центрального ядра.

Из этих различных фактов мы можем заключить, что когда сильные темноокрашенные листья подвергаются действию углекислого аммония, жидкость внутри клеток в щупальцах часто испытывает поверхностную аггрегацию, причем получается вязкое, липкое вещество, образующее как бы мешок. Иногда внутри этого мешка появляются мелкие шарики, и обыкновенно вся масса скоро разделяется на два и более шариков, которые несколько раз сливаются и снова делятся. Спустя более или менее продолжительное время крупинки, лежащие в бесцветном слое протоплазмы, которая течет вокруг стенок, притягиваются более крупными шариками и соединяются с ними или образуют маленькие самостоятельные шарики, причем последние гораздо бледнее окрашены и более хрупки, чем массы, первоначально полученные от аггрегации. После того как крупинки протоплазмы притянуты таким образом, слой текущей протоплазмы нельзя больше различить, хотя струя прозрачной жидкости продолжает течь вокруг стенок.

Если погрузить лист в очень крепкий, почти концентрированный раствор углекислого аммония, железки мгновенно чернеют и дают обильное выделение, но движения щупалец не происходит. Два листа, обработанные таким образом, через час сделались дряблыми и казались убитыми; все клетки в их щупальцах содержали шарики протоплазмы, но они были мелки и обесцвечены. Два другие листа были помещены в несколько более слабый раствор, и ясно выраженная аггрегация наступила через 30 минут. Спустя 24 часа шаровидные или, чаще, продолговатые массы протоплазмы, обыкновенно бывающие прозрачными, стали непрозрачными и зернистыми; в нижних клетках находились только бесчисленные крошечные шарообразные крупинки. Очевидно, крепость раствора помешала завершению процесса, что, как мы увидим, является также следствием слишком сильного нагревания.

Все предыдущие наблюдения относятся к внешним щупальцам, окрашенным в пурпурный цвет; но зеленые ножки центральных щупалец совершенно так же реагируют на действие углекислого аммония и настоя сырого мяса, с тем единственным различием, что массы, образовавшиеся от аггрегации, бывают зеленоватого цвета; таким образом, процесс отнюдь не зависит от цвета жидкости внутри клеток.

Наконец, самым замечательным фактом, относящимся к действию этой соли, является необыкновенно малое количество, которого достаточно, чтобы вызвать аггрегацию. Подробности будут приведены в седьмой главе; здесь же достаточно сказать, что у чувствительного листа железке довольно поглотить $^1/_{134400}$ грана (0,000482 мг) для того, чтобы по истечении часа произошла ясно выраженная аггрегация в клетках, расположенных непосредственно под железкою.

Действие некоторых других солей и жидкостей.— Два листа были помещены в раствор уксуснокислого аммония, приблизительно одна часть соли на 146 частей воды, и действие обнаружилось столь же интенсивно, но, может быть, несколько медленнее, чем под влиянием углекислого аммония. Через 10 минут железки почернели, и в клетках, расположенных под ними, наблюдались признаки аггрегации, которая спустя 15 минут обозначилась ясно, распространяясь вниз по щупальцам на расстояние, равное длине железок. Через 2 часа содержимое почти всех клеток во всех щупальцах разбилось на комочки протоплазмы. Один лист был погружен в раствор одной части щавелевокислого аммония на 146 частей воды; через 24 минуты можно было заметить внутри клеток под железками некоторое, но не разкое изменение. Через 47 минут образовалось множество шарообразных

комочков протоплазмы, которые можно было проследить вниз по щупальцам приблизительно на расстоянии, равном длине железок. Следовательно, эта соль действует не так быстро, как углекислый аммоний. Для испытания лимоннокислого аммония один лист был помещен в небольшое количество раствора вышеприведенной крепости, и в клетках под железками не обнаружилось никаких следов аггрегации даже по прошествии 56 минут, но она была хорошо выражена спустя 2 часа 20 минут. В другом случае лист был помещен в более крепкий раствор, одна часть лимоннокислого аммония на 109 частей воды (4 грана на 1 унцию), и одновременно другой лист был помещен в раствор углекислого аммония равной крепости. Железки этого последнего листа почернели менее чем через 2 минуты, а через 1 час 45 минут образовавшиеся от аггрегации комочки, шарообразные и очень темно окрашенные, наблюдались во всех щупальцах на расстоянии от половины до двух третей их длины, между тем как в листе, погруженном в лимоннокислый аммоний, железки спустя 30 минут были темнокрасными, а образовавшиеся под ними от аггрегации комочки были розового цвета и продолговатой формы. Через 1 час 45 минут эти комочки простирались вниз только на одну пятую или четверть длины щупалец.

Два листа, каждый отдельно, были помещены в десять минимов раствора одной части азотнокислого аммония на 5250 частей воды (1 гран на 12 унций), так что каждый лист получил по $^1/_{576}$ грана (0,1124 мг). Это количество вызвало загибание всех щупалец, но через 24 часа наблюдались только следы аггрегации. Один из этих же листьев был затем помещен в слабый раствор углекислого аммония, и спустя 1 час 45 минут щупальца до половины своей длины обнаружили удивительно сильную аггрегацию. Два другие листа были затем помещены в гораздо более крепкий раствор, одна часть азотнокислого аммония на 146 частей воды (3 грана на 1 унцию); в одном из них не произошло заметной перемены за 3 часа, но в другом оказались признаки аггрегации через 52 минуты, а через 1 час 22 минуты она была ясно выражена; но даже спустя 2 часа 12 минут аггрегация была не сильнее, чем от погружения на 5—10 минут в раствор углекислого аммония равной крепости.

Наконец, лист был помещен в тридцать минимов раствора одной части фосфорнокислого аммония на 43750 частей воды (1 гран на 100 унций), так что лист получил $^1/_{1600}$ грана (0,04079 мг); это вскоре вызвало сильное загибание щупалец; 24 часа спустя оказалось, что содержимое подверглось аггрегации, образовав овальные и неправильно округлые комочки, причем наблюдался отчетливый ток протоплазмы вокруг стенок. Впрочем, после такого большого промежутка аггрегация все равно наступила бы, чем бы ни было вызвано пригибание.

Лишь небольшое число других солей, кроме аммиачных, было испытано по отношению к процессу аггрегации. Лист был помещен в раствор одной части хлористого натрия на 218 частей воды, и через 1 час содержимое клеток подверглось аггрегации, образовав мелкие, неправильно округлые, буроватые комочки; через 2 часа они почти распались и стали рыхлыми. Очевидно, протоплазма пострадала, и вскоре после того некоторые клетки оказались совершенно пустыми. Эти явления совершенно отличны от действия, производимого различными аммиачными солями, а также различными органическими жидкостями и неорганическими частицами, помещенными на железки. Растворы углекислого натрия и углекислого калия той же крепости подействовали почти так же, как хлористый натрий; и в этом случае через 2 часа 30 минут внешние клетки некоторых железок лишились своего бурого, рыхлого содержимого. Мы увидим в восьмой главе, что растворы некоторых солей натрия, вдвое слабее вышеприведенных, вызывают пригибание, но не повреждают листьев. Слабые растворы сернокислого хинина, никотина, камфары, яда кобры и пр. быстро вызывают ясно выраженную аггрегацию, тогда как некоторые другие вещества (например, раствор кураре) не обладают такою способностью.

Многие кислоты, даже сильно разведенные, ядовиты; хотя они, как будет показано в восьмой главе, и заставляют щупальца пригибаться, они не вызывают на-

стоящей аггрегации. Так, листья были помещены в раствор бензойной кислоты, одна часть на 437 частей воды; через 15 минут пурпурная жидкость внутри клеток немного отстала от стенок; однако при тщательном осмотре через 1 час 20 минут настоящей аггрегации не было, а спустя 24 часа лист был явно мертв. У других листьев, положенных в иодистую кислоту такой же концентрации, пурпурная жидкость внутри клеток также видимо сжалась спустя 2 часа 15 минут; через 6 часов 15 минут при большом увеличении было видно, что клетки наполнены мельчайшими шариками мутнокрасной протоплазмы, которая к следующему утру, через 24 часа, почти исчезла, так как лист, очевидно, отмер. Настоящей аггрегации не было и в листьях, погруженных в пропионовую кислоту такой же крепости, но в этом случае протоплазма собралась в неправильные комочки у оснований нижних клеток щупалец.

Профильтрованный настой сырого мяса вызывает сильную аггрегацию, но не очень скоро. В одном листе, погруженном в такую жидкость, слабая аггрегация наблюдалась через 1 час 20 минут, а в другом листе через 1 час 50 минут. Для других листьев понадобилось значительно больше времени: например, один лист, пробывший в настое 5 часов, не обнаружил аггрегации, но действие ясно сказалось через 5 минут, когда он был помещен в несколько капель раствора одной части углекислого аммония на 146 частей воды. Несколько листьев пробыли в настое 24 часа и подверглись аггрегации в удивительной степени, так что загнутые щупальца представлялись невооруженному глазу явственно крапчатыми. Маленькие комочки пурпурной протоплазмы были по большей части овальны или четкообразны и далеко не так часто шарообразны, как в том случае, когда листья подвергаются действию углекислого аммония. Комочки беспрерывно изменяли форму; ток бесцветной протоплазмы вокруг стенок был ясно виден после 25-часового пребывания в настое. Сырое мясо является чрезвычайно сильным возбуждающим средством: даже мелкие кусочки обыкновенно повреждают, а иногда убивают листья, на которые они помещены; образовавшиеся от аггрегации комочки протоплазмы становятся мутными или почти бесцветными и имеют необычайный зернистый вид, что случается также с листьями, которые были погружены в очень крепкий раствор углекислого аммония. У листа, помещенного в молоко, содержимое клеток обнаружило некоторую аггрегацию через 1 час. На два другие листа, один — помещенный в человеческую слюну на 2 часа 30 минут, другой — в сырой яичный белок на 1 час 30 минут, эти жидкости не оказали такого действия, хотя они, без соменения, повлияли бы при более продолжительном сроке. У тех же двух листьев, помещенных позже в раствор углекислого аммония (3 грана на 1 унцию), клетки пришли в состояние аггрегации: у одного через 10 минут, у другого через 5 минут.

Несколько листьев было положено на 4 часа 30 минут в раствор одной части сахара-рафинада на 146 частей воды, и аггрегации не последовало; помещение в растворе углекислого аммония той же крепости подействовало на них через 5 минут; то же самое случилось с листом, пробывшим 1 час 45 минут в растворе гумми-арабика умеренной густоты. Несколько других листьев было погружено на несколько часов в более крепкие растворы сахара, гумми-арабика и крахмала; содержимое их клеток подверглось сильной аггрегации. Это действие может быть приписано экзосмозу, потому что листья в сиропе стали совершенно дряблыми, листья в гумми-арабике и крахмале — несколько дряблыми, причем их щупальца закрутились самым неправильным образом, более длинные — наподобие штопоров. Впоследствии мы увидим, что растворы этих веществ, будучи помещены на листовые пластинки, не вызывают пригибания. Частицы влажного сахара были положены на выделение вокруг нескольких железок и вскоре растворились, вызвав сильную прибыль выделения, без сомнения, вследствие экзосмоса. 24 часа спустя клетки обнаружили некоторую степень аггрегации, хотя щупальца не были пригнуты. Глицерин в несколько минут вызывает ясно выраженную аггрегацию, начинающуюся по обыкно-

вению внутри железок и затем нисходящую по щупальцам; я предполагаю, что это можно приписать сильному притяжению воды этим веществом. Погружение в воду на несколько часов вызывает некоторую степень аггрегации. Двадцать листьев были сначала тщательно осмотрены, затем осмотрены вторично после того, как пробыли в дестиллированной воде различные сроки, причем получились следующие результаты. Только в редких случаях можно было найти признаки аггрегации ранее чем через 4—5 часов, обыкновенно же они появляются несколькими часами позже. Однако, когда лист загибается в воде скоро, что иногда случается, особенно в очень теплую погоду, аггрегация может наступить через 1 час с небольшим. Во всех случаях у листьев, пробывших в воде более 24 часов, железки оказываются почерневшими; это показывает, что их содержимое подверглось аггрегации; у экземпляров, которые были тщательно осмотрены, оказалась довольно ясно выраженная аггрегация в верхних клетках ножек. Эти опыты были произведены над срезанными листьями, и мне пришла мысль, что это обстоятельство может влиять на результат, так как черешки, быть может, всасывают воду со скоростью, недостаточной для снабжения железок, продолжающих давать выделение. Но этот взгляд оказался ошибочным, потому что одно растение с неповрежденными корнями, несшее четыре листа, было погружено в дестиллированную воду на 47 часов, и железки почернели, хотя щупальца загнулись очень мало. У одного из этих листьев была лишь слабая степень аггрегации в щупальцах; у второго — несколько бо̀льшая, причем пурпурное содержимое клеток немного отделилось от стенок; у третьего и четвертого листьев, которые были бледны, аггрегация в верхних частях ножек была ясно выражена. В этих листьях маленькие комочки протоплазмы, из которых многие были овальны, медленно изменяли форму и положение, следовательно, 47-часовое пребывание в воде не убило протоплазму. В предыдущем опыте у растения, погруженного в воду, щупальца нисколько не пригнулись.

Нагревание вызывает аггрегацию. Я полоскал один лист, у которого клетки щупалец содержали лишь однородную жидкость, около 1 минуты в воде при 130° F (54,4° C); затем этот лист был рассмотрен под микроскопом как можно скорее, т. е. через 2—3 минуты; за это время клеточное содержимое до некоторой степени подверглось аггрегации. Второй лист я полоскал 2 минуты в воде при 125° (51,6° C) и быстро рассмотрел его, как в предыдущем случае; щупальца хорошо пригнулись; пурпурная жидкость во всех клетках немного отстала от стенок, содержала много овальных и удлиненных комочков протоплазмы и небольшое число крошечных шариков. Третий лист был оставлен в воде при 125°, пока она не остыла, и при осмотре через 1 час 45 минут пригнутые щупальца обнаружили некоторую аггрегацию, которая спустя 3 часа обозначилась сильнее, но после того не увеличилась. Наконец, один лист я полоскал в течение 1 минуты в воде при 120° (48,8° C), затем он был оставлен на 1 час 26 минут в холодной воде; щупальца пригнулись лишь немного, и только кое-где оказались признаки аггрегации. Во всех этих и других опытах с теплой водой протоплазма обнаружила гораздо меньше склонности к образованию шарообразных масс, чем при раздражении углекислым аммонием.

Обратное растворение образованных аггрегацией масс протоплазмы.— Как только щупальца, обхватившие насекомое или любой неорганический предмет, или раздраженные каким бы то ни было способом, вполне выпрямятся, образовавшиеся от аггрегации комочки протоплазмы снова растворяются и исчезают; клеточки тогда снова наполняются однородной пурпурной жидкостью, как перед загибанием щупалец. Процесс обратного растворения во всех случаях начинается у оснований щупалец и восходит по ним вверх к железкам. Впрочем, в старых листьях, особенно в тех, которые несколько раз приходили в действие, протоплазма в самых верхних клетках ножек постоянно остается в состоянии большей или меньшей аггрегации. Чтобы проследить процесс обратного растворения, были произведены следующие наблюдения: лист был оставлен на 24 часа в небольшом количестве раствора угле-

кислого аммония, одна часть на 218 частей воды, и протоплазма подверглась аггрегации, как обыкновенно, образовав бесчисленные пурпурные шарики, беспрерывно изменявшие форму. Затем лист был промыт, помещен в дестиллированную воду, и спустя 3 часа 15 минут небольшое число шариков начало обнаруживать признаки обратного растворения, так как их края стали менее отчетливыми. Через 9 ч. многие из них вытянулись, а окружающая жидкость в клетках окрасилась несколько ярче, явственно указывая, что обратное растворение началось. Спустя 24 часа, хотя многие клетки еще содержали в себе шарики, кое-где можно было видеть клетку, наполненную пурпурной жидкостью, без следа аггрегации в протоплазме — все снова растворилось. Лист, в котором аггрегация была вызвана 2-минутным полосканием в воде при температуре 125° F, был оставлен в холодной воде, и спустя 11 часов в протоплазме обнаружились признаки обратного растворения. При вторичном осмотре через три дня после его погружения в теплую воду оказалась заметная разница, хотя в протоплазме все еще были следы аггрегации. Другой лист, у которого содержимое всех клеток подверглось сильной аггрегации от действия слабого раствора фосфорнокислого аммония, пробыл от трех до четырех дней в смеси (заведомо безвредной) одной драхмы алкоголя с восемью драхмами воды, и при вторичном осмотре все следы аггрегации оказались исчезнувшими; клетки были теперь наполнены однородною жидкостью.

Мы видели, что у листьев, погруженных на несколько часов в густые растворы сахара, гумми-арабика и крахмала, клеточное содержимое испытывает сильную аггрегацию и что они становятся более или менее дряблыми, причем щупальца неправильно искривляются. Эти листья, будучи оставлены на четыре дня в дестиллированной воде, стали менее дряблыми, щупальца их отчасти расправились, а образованные аггрегацией массы протоплазмы отчасти снова растворились. Один лист, щупальца которого плотно обхватили муху и клеточное содержимое которого подверглось сильной аггрегации, был помещен в небольшое количество хереса; через 2 часа несколько щупалец разогнулось, а другие можно было одним прикосновением привести снова в их естественное, выпрямленное положение; теперь все следы аггрегации исчезли, и клетки были наполнены совершенно однородной розовой жидкостью. Я предполагаю, что в этих случаях обратное растворение может быть приписано эндосмозу.

О ближайших причинах процесса аггрегации

Так как бо́льшая часть возбуждающих средств, которые являются причиной пригибания щупалец, вместе с тем вызывает аггрегацию в содержимом их клеток, то этот последний процесс можно было бы счесть прямым результатом пригибания; однако это не так. Если поместить листья в довольно крепкие растворы углекислого аммония, например, из трех-четырех, иногда даже только из двух гран на унцию воды (т. е. одна часть соли на 109 или 146 или 218 частей воды), то щупальца парализуются и не пригибаются, однако скоро обнаруживают резко выраженную аггрегацию. Кроме того, короткие центральные щупальца листа, который был погружен в слабый раствор любой аммиачной соли или в какую-нибудь азотистую органическую жидкость, нисколько не пригибаются; тем не менее они обнаруживают все явления аггрегации. С другой стороны, некоторые кислоты вызывают резко выраженное пригибание, но не аггрегацию.

Важен тот факт, что когда на железки пластинки помещают органический или неорганический предмет и таким образом вызывают загибание внешних щупалец внутрь, то выделение из железок этих последних не только увеличивается количественно и становится кислым, но

клеточное содержимое их ножек подвергается аггрегации. Этот процесс всегда начинается в железках, хотя бы они еще не прикасались ни к какому предмету. Следовательно, какая-то сила или влияние должны передаваться от центральных железок внешним щупальцам, сначала основной их части, заставляя ее изгибаться, а затем железкам, вызывая у них более обильное выделение. Спустя короткое время железки, испытав такое косвенное раздражение, передают или отражают некоторое влияние вниз по собственным ножкам, вызывая аггрегацию в одной клетке за другой до оснований ножек.

На первый взгляд представляется вероятным, что аггрегация объясняется более обильным выделением железок вследствие раздражения, и поэтому в их клетках и в клетках ножек не остается достаточного количества жидкости для поддержания протоплазмы в растворенном состоянии. В пользу этого взгляда говорит тот факт, что аггрегация наступает вслед за пригибанием щупалец, а во время этого движения выделение железок обычно или, как я полагаю, всегда бывает более обильным, чем было раньше. Далее, при выпрямлении щупалец железки выделяют менее обильно или совсем перестают выделять, и тогда массы протоплазмы, подвергшиеся аггрегации, снова растворяются. Кроме того, при погружении листьев в крепкие растворы растительных веществ или в глицерин жидкость, находящаяся в клетках железок, выходит наружу и происходит аггрегация; когда же листья затем погружают в воду или в безвредную жидкость меньшего удельного веса, чем вода, протоплазма снова растворяется, что, без сомнения, зависит от эндосмоза.

Этому взгляду,— что аггрегация вызывается выходом жидкости из клеток наружу,— противоречат следующие факты. Между степенью прибыли выделения и степенью аггрегации, повидимому, нет тесного соотношения. Так, например, частица сахара, положенная на выделение, окружающее железку, вызывает гораздо бóльшую прибыль выделения и гораздо меньшую аггрегацию, чем частица углекислого аммония, данная тем же способом. Мало вероятно, чтобы чистая вода вызывала значительный экзосмоз, однако аггрегация наступает часто от погружения в воду на время от 16 до 24 часов и всегда — после погружения на срок от 24 до 48 часов. Еще менее вероятно то, что вода при температуре от 125 до 130° F (51,6—54,4° C) может заставить жидкость выступить не только из железок, но и из всех клеток щупалец до самых их оснований так быстро, что аггрегация наступает через 2—3 минуты. Другим сильным доводом против этого взгляда служит то обстоятельство, что после полной аггрегации шарики и овальные массы протоплазмы плавают в большом количестве водянистой бесцветной жидкости; итак, по крайней мере, последние стадии процесса не могут зависеть от недостатка жидкости, которая поддерживала бы протоплазму в растворенном виде. Есть еще более веское доказательство того, что аггрегация не зависит от выделения: описанные в первой главе сосочки, которыми усажены листья, не железисты и не дают выделения, однако они быстро поглощают углекислый аммоний или настой сырого мяса, и тогда их содержимое скоро подвергается аггрегации, которая затем распространяется на клеточки окружающих тканей. Впоследствии мы увидим, что пурпурная жидкость внутри чувствительных волосков у Dionaea, не дающих выделения, точно так же подвергается аггрегации от действия слабого раствора углекислого аммония.

Процесс аггрегации есть процесс жизненный; под этими словами я подразумеваю, что клеточное содержимое должно быть живым и непо-

врежденным, чтобы испытывать такое действие, и что оно должно получать кислород, чтобы передавать процесс с надлежащей скоростью. Несколько щупалец в капле воды были крепко прижаты стеклянной пластинкой; многие клетки разорвались, и из них выступило рыхлое вещество пурпурного цвета, с крупинками всех размеров и форм, хотя едва ли какая-нибудь клеточка опустела вполне. Затем я прибавил крошечную каплю раствора одной части углекислого аммония на 109 частей воды и через 1 час рассмотрел препараты. Кое-где небольшое число клеток как в железках, так и на ножках избегло разрыва; их содержимое подверглось сильной аггрегации, образовав шарики, беспрестанно менявшие форму и положение, и еще можно было видеть струю, которая текла вдоль стенок; следовательно, протоплазма была жива. С другой стороны, выступившее вещество, которое из пурпурного стало почти бесцветным, не обнаруживало никаких признаков аггрегации. Признаков ее не было также во многих клетках, которые разорвались, но не выпустили вполне своего содержимого. Хотя я смотрел внимательно, внутри этих разорванных клеток нельзя было заметить никаких признаков тока протоплазмы. Очевидно, клетки были убиты давлением, а то вещество, которое они еще содержали, не подверглось аггрегации, как и то, которое выступило. Могу прибавить, что эти препараты служили хорошей иллюстрацией индивидуальности жизни каждой клетки.

В следующей главе будет дано полное описание действия нагревания на листья; здесь достаточно упомянуть, что листья, погруженные на короткое время в воду при температуре 120° F (48,8° C), которая, как мы видели, не вызывает немедленной аггрегации, были затем помещены в несколько капель крепкого раствора углекислого аммония, 1 часть на 109 частей воды, и обнаружили прекрасно выраженную аггрегацию. С другой стороны, листья, которые были помещены в тот же крепкий раствор после погружения в воду, нагретую до 150° F (65,5° C), не подверглись аггрегации: клетки наполнились буроватым рыхлым или мутным веществом. Когда листья были подвергнуты действию температур, лежащих в пределах от 120 до 150° F (48,8 и 65,5° C), то наблюдались градации в полноте процесса; первая температура не мешала аггрегации при последующем действии углекислого аммония, а последняя совершенно ее прекращала. Так, например, листья, которые погружались в воду, нагретую до 130° (54,4° C), а затем в раствор, образовали вполне отчетливые шарики, но они были определенно мельче, чем в обычных случаях. У других листьев, нагретых до 140° (60° C), шарики были крайне мелки, хотя хорошо выражены, но многие клетки содержали, кроме того, некоторое количество буроватого рыхлого вещества. В двух случаях, когда листья были нагреты до 145° (62,7° C), можно было найти в немногих щупальцах по нескольку клеток, содержавших небольшое число мелких шариков, тогда как прочие клетки и другие целые щупальца содержали только буроватое, распавшееся или рыхлое вещество.

Для того чтобы сила или влияние, вызывающие аггрегацию, передавались из клетки в клетку с надлежащей быстротой, жидкость внутри клеток щупалец должна получать кислород. Растение, корни которого находились в воде, было помещено на 45 минут в сосуд, содержавший 122 унции углекислоты. Лист с этого растения и, для сравнения, лист со свежего растения были погружены на 1 час в довольно крепкий раствор углекислого аммония. Затем они были сравнены, и оказалось, что аггрегация в листе, обработанном углекислотою, была гораздо слабее, чем в другом. Другое растение подверглось действию углекислоты

в том же сосуде в течение 2 часов; затем один из его листьев был помещен в раствор одной части углекислого аммония на 437 частей воды; железки мгновенно почернели, показывая, что произошло поглощение раствора и аггрегация их содержимого; но в клетках под самыми железками не обнаружилось никакой аггрегации даже спустя 3 часа. Через 4 часа 15 минут в этих клетках образовалось несколько мелких шариков протоплазмы, но даже через 5 часов 30 минут аггрегация не распространилась вниз по ножкам на длину, равную длине железок. При бесчисленных опытах со свежими листьями, погруженными в раствор такой же крепости, я никогда не видал, чтобы аггрегация передавалась хотя бы приблизительно так же медленно. Другое растение было оставлено на 2 часа в углекислоте, но потом выставлено на воздух на 20 минут, в продолжение которых листья, окрашенные в красный цвет, должны были поглотить некоторое количество кислорода. Затем один из этих листьев, а также, для сравнения, свежий лист были погружены в такой же раствор. Первый неоднократно подвергался осмотрам, и спустя 65 минут впервые было замечено небольшое число шариков протоплазмы под самыми железками, но только в двух или трех из более длинных щупалец. Через 3 часа аггрегация распространилась по ножкам нескольких щупалец на длину, равную длине железок. С другой стороны, в свежем листе, обработанном подобным же образом, аггрегация была ясно видна во многих щупальцах спустя 15 минут; через 65 минут она распространилась вниз по ножкам на расстояние, в четыре, пять и более раз превышавшее длину железок, а через 3 часа клетки всех щупалец подверглись аггрегации на одну треть или половину всей их длины. Итак, не может быть сомнения, что действие углекислоты на листья либо временно приостанавливает процесс аггрегации, либо задерживает передачу надлежащего влияния при последующем раздражении железок углекислым аммонием, а между тем это вещество действует скорее и энергичнее всякого другого. Известно, что протоплазма растений обнаруживает произвольные движения только до тех пор, пока есть доступ кислорода; точно так же белые кровяные тельца [движутся лишь до тех пор], пока они получают кислород от красных телец; * но вышеприведенные случаи несколько иного рода, так как они относятся к задержке в образовании аггрегации масс протоплазмы при отсутствии кислорода.[12]

Краткий обзор и заключительные замечания.— Процесс аггрегации не зависит от пригибания щупалец и, повидимому, не зависит также от усиленного выделения из железок. Он начинается внутри железок, независимо от того, были ли они раздражены непосредственно или же косвенно под влиянием стимула, полученного от других железок. В обоих случаях процесс передается из клетки в клетку вниз по всей длине щупалец, останавливаясь на короткое время у каждой поперечной перегородки. В бледно окрашенных листьях первым изменением, заметным только при большом увеличении, бывает появление мельчайших крупинок в жидкости внутри клеток, от которых она слегка мутнеет. Эти крупинки вскоре скопляются в маленькие округлые массы. Я видел, как такое облачко появилось через 10 секунд после того, как железке была дана капля раствора углекислого аммония. У темнокрасных листьев первой видимой переменой часто бывает превращение внешнего слоя жидко-

* Относительно растений см. С а к с, «Traité Botanique», 3-е изд., 1874, стр. 864. Относительно кровяных телец см. «Quarterly Journal of Microscopical Science», апрель 1874, стр. 185.

сти внутри клеток в мешкообразные массы. Полученные путем аггрегации массы, чем бы ни было вызвано их образование, беспрестанно изменяют форму и положение. Они не наполнены жидкостью, но тверды до самого центра.[13] Наконец, бесцветные крупинки, находящиеся в протоплазме, которая течет вокруг стенок, сливаются с центральными шариками или массами; но всегда остается струя прозрачной жидкости, текущей внутри клеток. Как только щупальца вполне выпрямятся, образовавшиеся от аггрегации массы снова растворяются, а клеточки наполняются однородной пурпурной жидкостью, как первоначально. Процесс обратного растворения начинается у оснований щупалец, восходя оттуда к железкам, следовательно, в направлении, обратном процессу аггрегации.

Аггрегация наступает от самых разнообразных причин: от повторных прикосновений к железкам; от давления различных частиц, а так как густое выделение поддерживает эти частицы, то давление их на железки едва ли может достигать даже миллионной доли грана; * от срезания щупалец под самыми железками; от поглощения железками различных жидкостей или веществ, диффундирующих из известных тел; от экзосмоза и от некоторого нагревания. С другой стороны, температура около 150° F (65,5° C) не вызывает аггрегации; она не наступает также от внезапного раздавливания железки. Если клетка разорвется, то ни выступившее вещество, ни то, которое еще остается внутри клетки, не испытывает аггрегации при прибавлении углекислого аммония. Очень крепкий раствор этой соли и слишком большие кусочки сырого мяса препятствуют хорошему развитию аггрегировавших масс. Из этих фактов мы можем заключить, что протоплазматическая жидкость внутри клетки подвергается аггрегации только в том случае, если она находится в живом состоянии, и что аггрегация бывает неполной, если клетка повреждена. Мы видели также, что жидкость должна иметь свободный доступ кислорода для того, чтобы процесс переходил из клетки в клетку с надлежащей скоростью.

Разные азотистые органические жидкости и аммиачные соли вызывают аггрегацию, но в различной степени и с очень различною скоростью. Углекислый аммоний является самым действительным из всех известных веществ; поглощения железкой $^1/_{134400}$ грана (0,000482 мг) достаточно для того, чтобы все клетки соответствующего щупальца пришли в состояние аггрегации. Первым следствием действия углекислого аммония и некоторых других аммиачных солей, а также некоторых других жидкостей, является потемнение или почернение железок. Оно наступает даже от продолжительного пребывания в холодной дистиллированной воде. Повидимому, оно зависит главным образом от сильной аггрегации клеточного содержимого в железках, которое таким образом становится непрозрачным и не отражает света.[14] Некоторые другие жидкости сообщают железкам более яркий красный цвет, тогда как некоторые кислоты, хотя и сильно разведенные, [а также] яд змеи кобры и пр., делают железки совершенно белыми и непрозрачными;

* По Гофмейстеру (цитировано по Саксу, «Traité de Botanique», 1874, стр. 958) очень легкое давление на клеточную оболочку немедленно останавливает движения протоплазмы и даже обусловливает отделение ее от стенок. Но процесс аггрегации есть явление иного рода, так как он происходит в содержимом клеток и имеет лишь косвенное отношение к слою протоплазмы, текущей вдоль стенок; хотя, без сомнения, действие давления или прикосновения снаружи должно передаваться через этот слой.

повидимому, это зависит от того, что их содержимое свертывается без аггрегации. Тем не менее, прежде чем испытать такое действие, железки способны, по крайней мере в некоторых случаях, вызвать аггрегацию в своих собственных щупальцах.

Может быть, самым интересным фактом, приведенным в этой главе, является тот, что центральные железки, будучи раздражены, посылают в центробежном направлении некоторое влияние внешним железкам, заставляя их посылать обратно центростремительное влияние, вызывающее аггрегацию. Но весь процесс аггрегации, сам по себе, представляет поразительное явление. Полагают, что всякий раз, когда периферический конец нерва испытывает прикосновение или давление и возникает ощущение, невидимое молекулярное изменение передается от одного конца нерва к другому; но если мы несколько раз прикоснемся к железке Drosera или слегка сожмем ее, мы можем воочию видеть молекулярное изменение, идущее от железки вниз по щупальцу; впрочем, это изменение, вероятно, совершенно иного свойства, чем изменение в нерве. Наконец, так как аггрегация вызывается столь многочисленными и столь непохожими одна на другую причинами, можно думать, что живое вещество внутри клеток железок находится в таком неустойчивом состоянии, что чуть ли не всякое воздействие извне достаточно для изменения его молекулярной природы, как это свойственно некоторым химическим соединениям. И это изменение в железках, вызванное прямым раздражением или косвенным, т. е. благодаря стимулу, полученному от других железок, передается из клетки в клетку, заставляя крупинки протоплазмы или действительно образовываться в первоначально прозрачной жидкости или же слипаться и таким образом становиться видимыми.

Дополнительные наблюдения над процессом аггрегации в корнях растений

Впоследствии мы увидим, что слабый раствор углекислого аммония вызывает аггрегацию в клетках корней у Drosera; это обстоятельство побудило меня сделать несколько опытов над корнями других растений. Я выкопал в конце октября первую попавшуюся сорную траву, именно *Euphorbia peplus*, стараясь не повреждать корней; последние были вымыты и помещены в небольшое количество раствора одной части углекислого аммония в 146 частях воды. Менее чем через минуту я увидел облачко, переходившее из клетки в клетку вверх по корням с удивительной быстротой. Спустя 8—9 минут мелкие крупинки, из которых состояло это видимое облачко, собрались у оконечностей корней в четырехугольные массы бурого вещества; некоторые из них вскоре изменили форму и сделались шаровидными. Однако некоторые из клеток не обнаружили изменения. Я повторил опыт с другим растением того же вида, но прежде чем я успел установить этот образец в фокусе под микроскопом, образовались облака крупинок, четырехугольные массы красноватого и бурого вещества, которые быстро распространились далеко вверх по всем корням. Свежий корень был затем оставлен на 18 часов в драхме раствора одной части углекислого аммония в 437 частях воды, так что он получил $^1/_8$ грана, т. е. 2,024 мг. При осмотре клетки всех корней по всей их длине содержали массы красноватого и бурого вещества, образовавшиеся от аггрегации. Перед началом этих опытов несколько корней были тщательно осмотрены, и ни в одном из них нельзя было заметить ни следа туманности или зернистых масс. Корни были также погружены на 35 минут в раствор углекислого калия, одна часть на 218 частей воды; но эта соль не оказала никакого действия.

Здесь можно еще упомянуть, что тонкие срезы стебля Euphorbia были помещены в тот же самый раствор, и клетки зеленого цвета мгновенно затуманились, тогда как другие, прежде бесцветные, побурели вследствие образования бесчисленных крупинок бурого цвета. Я видел также, что в различных листьях, пробывших некоторое время в растворе углекислого аммония, зерна хлорофилла стягивались в одно место и отчасти сливались; повидимому, это одна из форм аггрегации.

Экземпляры ряски (Lemna) были оставлены на время от 30 до 45 минут в растворе той же соли, одна часть на 146 частей воды, и три корня их были затем осмотрены. В двух из них все клетки, первоначально содержавшие только прозрачную жидкость, теперь заключали в себе маленькие зеленые шарики. Спустя 1,5—2 часа подобные же шарики появились в клетках по краям листьев; но я не могу сказать, поднялся ли аммиак по корням или же был прямо поглощен листьями. Так как один вид, *Lemna arrhiza*, не образует корней, то последнее предположение, может быть, более вероятно. Спустя приблизительно 2,5 часа некоторые из маленьких зеленых шариков в корнях разбились на мелкие крупинки, которые обнаруживали броуновское движение. Несколько рясок было также оставлено на 1 час 30 минут в растворе одной части углекислого калия на 218 частей воды, и в клеточках корней нельзя было заметить никакой определенной перемены; но когда те же самые корни были помещены на 25 минут в раствор углекислого аммония той же крепости, образовались маленькие зеленые шарики.

Зеленая морская водоросль была оставлена на некоторое время в том же растворе, но действие оказалось очень сомнительным. С другой стороны, красная морская водоросль, с прекрасными перистыми листьями, обнаружила сильную реакцию. Клеточное содержимое подверглось аггрегации, образовав разорванные кольца, сохранившие красный цвет; они очень медленно и незначительно изменяли свою форму, а центральные участки внутри этих колец стали туманными от красного зернистого вещества. Приведенные здесь факты (я не знаю, новы ли они) указывают, что, вероятно, можно получить интересные результаты, наблюдая действие различных солевых растворов и других жидкостей на корни растений.[15]

ГЛАВА IV

ДЕЙСТВИЕ ТЕПЛА НА ЛИСТЬЯ

Постановка опытов. — Действие кипящей воды. — Теплая вода вызывает быстрое пригибание.— Вода более высокой температуры не вызывает немедленного пригибания, но и не убивает листьев, что доказывается их последующим расправлением и аггрегацией протоплазмы.— Еще более высокая температура убивает листья и вызывает свертывание белкового содержимого железок.

При наблюдениях над *Drosera rotundifolia* мне казалось, что листья скорее загибаются над животными веществами и остаются загнутыми дольше в теплую погоду, чем в холодную. Поэтому я решил выяснить, вызовет ли нагревание само по себе пригибание, и какая температура наиболее действительна. Возникал и другой интересный вопрос, именно: при какой температуре жизнь прекращается? В этом отношении Drosera является чрезвычайно удобным для наблюдений объектом, так как она утрачивает не способность к изгибанию, а способность к последующему расправлению, в особенности же потому, что протоплазма не приходит в состояние аггрегации, если листья после нагревания погрузить в раствор углекислого аммония. *

Мои опыты были поставлены следующим образом. Листья срезались, что нисколько не повреждает их свойств: например, три срезанных листа, с помещенными на них кусочками мяса, были оставлены во влажной атмосфере и 23 часа спустя обхватили мясо как щупальцами, так и листовыми пластинками, а протоплазма внутри их клеток обнаружила хорошую аггрегацию. Три унции дважды перегнанной воды были нагреты в фарфоровом сосуде, в котором был наклонно подвешен чувствительный термометр с вытянутым шариком. Вода постепенно нагревалась до

* Производя опыты над действием нагревания, я не знал, что этот вопрос был тщательно исследован несколькими наблюдателями. Например, Сакс убежден («Traité de Botanique», 1874, стр. 772, 854), что самые разнородные растения погибают, если их продержать 10 минут в воде при 45—46° С, или 113—115° F; он приходит к заключению, что если протоплазма внутри их клеток находится во влажном состоянии, то она всегда свертывается при температуре между 50 и 60° С, или 122—140°F. Макс Шульце и Кюне (цитировано по д-ру Бастиану в «Contemp. Review», 1874, стр. 528) «нашли, что протоплазма растительных клеток, над которыми они производили опыты, всегда оказывалась убитой и измененной, будучи подвергнута на очень короткое время температуре в 118,5° F, как максимальной». Так как мои результаты выведены из специальных явлений, именно из последующей аггрегации протоплазмы и выпрямления щупалец, мне кажется, что их стоит привести. Мы найдем, что Drosera выдерживает нагревание несколько лучше большинства других растений. Нельзя удивляться, что в этом отношении существуют значительные различия, ввиду того, что некоторые низшие растительные организмы растут в горячих источниках; примеры были подобраны проф. Уайменом («American Journal of Science», XLIV, 1867). Так, д-р Гукер нашел Confervae в воде при 168° F, Гумбольдт — при 185° F и Деклуазо — при 208° F.

желаемой температуры спиртовой лампочкой, которую я двигал под сосудом; во всех случаях я безостановочно полоскал листья возле самого шарика в продолжение нескольких минут. Затем я помещал их в холодную воду или в раствор углекислого аммония. В других случаях я оставлял их в воде, нагретой до известной температуры, до тех пор, пока она не остынет. Еще в других случаях листья сразу погружались в воду известной температуры и оставлялись в ней на определенное время. Ввиду того, что щупальца чрезвычайно нежны и оболочки их очень тонки, представляется почти невозможным, чтобы жидкое содержимое их клеток не нагрелось до температуры одним-двумя градусами ниже температуры окружающей воды. Я думаю, что всякие дальнейшие предосторожности были излишними, так как листья в зависимости от возраста или от особенностей строения слегка различаются между собою по чувствительности к нагреванию.

Будет уместно сначала вкратце описать действие погружения в кипящую воду на тридцать секунд. Листья становятся дряблыми, и щупальца отгибаются назад; это явление, как мы увидим в одной из дальнейших глав, вероятно зависит от того, что их верхние поверхности сохраняют эластичность дольше, чем их внутренние поверхности сохраняют способность к сокращению. Пурпурная жидкость внутри клеток ножек становится мелкозернистой, но настоящей аггрегации не бывает; она не наступает и при последующем помещении листьев в раствор углекислого аммония. Но самым замечательным изменением является то, что железки становятся непрозрачными и равномерно белыми; это можно приписать свертыванию их белкового содержимого.

Мой первый, предварительный опыт состоял в том, что я положил семь листьев в один и тот же сосуд с водою и медленно нагревал ее до 110° F (43,3° С); один лист был вынут, как только температура поднялась до 80° F (26,6° С), другой — при 85°, третий — при 90° и т. д. Каждый вынутый лист помещался в воду, имевшую температуру моей комнаты; щупальца всех листьев вскоре слегка загнулись, хотя и неправильно. Затем их вынимали из холодной воды и оставляли во влажном воздухе, причем на их пластинки были положены кусочки мяса. Лист, который был подвергнут температуре в 110°, через 15 минут сильно загнулся; через 2 часа все щупальца до одного плотно обхватывали мясо. То же самое произошло, через несколько большие промежутки времени, с шестью остальными листьями. Итак, повидимому, теплая ванна увеличила их чувствительность к раздражению посредством мяса.

Затем я наблюдал степень изгиба, которую обнаруживают листья в определенные промежутки времени, оставаясь погруженными в теплую воду, где по мере возможности поддерживалась одинаковая температура; но здесь и в другом месте я приведу из многих произведенных опытов лишь небольшое число. Один лист был оставлен на 10 минут в воде при 100° F (37,7° С), но загибания не произошло. Однако у второго листа, при тех же условиях, небольшое число внешних щупалец очень слабо пригнулось через 6 минут, а через 10 минут несколько щупалец пригнулось неправильно, но не плотно. Третий лист, находившийся в воде при 105—106° F (40,5—41,1° С), весьма умеренно загнулся через 6 минут. Четвертый лист в воде при 110° F (43,3° С) загнулся слегка через 4 минуты и значительно через 6—7 минут.

Три листа были помещены в воду, которая нагревалась довольно быстро; к тому времени, когда температура поднялась до 115—116° F (46,1—46,6° С), все три листа загнулись. Затем я удалил лампочку, и через несколько минут щупальца все до одного плотно пригнулись. Протоплазма внутри клеток не была убита, так как ее движение было отчетливо видно; листья, пробыв в холодной воде 20 часов, снова расправились. Другой лист был погружен в воду при 100° F (37,7° С), которая затем была нагрета до 120° F (48,8° С); все щупальца, за исключением самых крайних, вскоре плотно пригнулись. Затем лист был помещен в холодную воду и через 7 часов 30 минут отчасти расправился, а спустя 10 часов расправился вполне.

На следующее утро он был помещен в слабый раствор углекислого аммония и железки быстро почернели, причем в щупальцах резко обозначилась аггрегация, показывая, что протоплазма жива и что железки не утратили способности к поглощению. Другой лист был помещен в воду при 110° (43,3° С), которая затем была нагрета до 120° (48,8° С), и все щупальца, за исключением одного, быстро и плотно пригнулись. Затем этот лист был погружен в несколько капель крепкого раствора углекислого аммония (1 часть на 109 частей воды); через 10 минут все железки сильно почернели, а 2 часа спустя протоплазма в клетках ножек обнаружила хорошо выраженную аггрегацию. Другой лист был сразу погружен и, как обычно, прополоскан в воде при 120°; щупальца пригнулись через 2—3 минуты, но лишь настолько, что стали под прямым углом к листовой пластинке. Затем лист был помещен в тот же самый раствор (т. е. одна часть углекислого аммония на 109 частей воды, или 4 грана на 1 унцию; я буду впредь называть этот раствор крепким); когда я снова осмотрел лист через час, железки почернели, и обнаружилась хорошо выраженная аггрегация. Спустя еще 4 часа щупальца пригнулись гораздо сильнее. Следует упомянуть, что раствор такой крепости никогда не вызывал загибания в обыкновенных случаях. Наконец, лист был сразу погружен в воду при 125° (51,6° С) и оставлен в ней, пока вода не остыла; щупальца приобрели яркокрасный цвет и вскоре загнулись. Содержимое клеток подверглось до некоторой степени аггрегации, которая в продолжение трех часов усилилась; но массы протоплазмы не стали шарообразными, как это почти всегда случается с листьями, погруженными в раствор углекислого аммония.

Из этих опытов мы узнаем, что температура от 120 до 125° (48,8—51,6° С) вызывает быстрое движение щупалец, но не убивает листьев, что доказывается либо их последующим расправлением, либо аггрегацией протоплазмы. Мы сейчас увидим, что температура в 130° (54,4° С) слишком высока для того, чтобы вызвать немедленно загибание, но все же не убивает листьев.

Опыт 1.— Лист был погружен и, как всегда, прополоскан в продолжение нескольких минут в воде при 130° (54,4° С), но не обнаружил и следов загибания; затем он был помещен в холодную воду, и спустя 15 минут я ясно видел очень медленное движение комочка протоплазмы в клетке одного щупальца.* Через несколько часов все щупальца и пластинка загнулись.

Опыт 2.— Другой лист был погружен в воду при 130—131°, и загибания попрежнему не произошло. После того, как лист пробыл час в холодной воде, он был помещен в крепкий раствор углекислого аммония, и спустя 55 минут щупальца значительно загнулись. Железки, красный цвет которых сначала сделался ярче, теперь почернели. Протоплазма в клетках щупалец обнаружила ясную аггрегацию; но шарики были гораздо мельче тех, которые обыкновенно образуются в ненагретых листьях при действии углекислого аммония. Спустя еще 2 часа все щупальца, за исключением шести или семи, плотно пригнулись.

Опыт 3.— Опыт, подобный предыдущему, с совершенно такими же результатами.

Опыт 4.— Отличный лист был помещен при 100° (37,7° С) в воду, которая затем была нагрета до 145° (62,7° С). Вскоре после погружения произошло сильное загибание, как и можно было ожидать. Затем лист был вынут и оставлен в холодной воде; но после такой высокой температуры он уже не расправился.

* Сакс утверждает («Traité de Botanique», 1874, стр. 855), что движения протоплазмы в волосках Cucurbita прекратились после минутного пребывания в воде при температуре 47—48° С, т. е. 117—119° F.

Опыт 5.— Лист был погружен при 130° (54,4° C), и затем вода была нагрета до 145° (62,7° C); немедленного загибания не последовало; затем он был положен в холодную воду и спустя 1 час 20 минут несколько щупалец на одной стороне загнулись. Затем этот лист был положен в крепкий раствор; через 40 минут все щупальца близ края хорошо загнулись, а железки почернели. Спустя 2 часа 45 минут все щупальца, кроме восьми или десяти, плотно пригнулись, причем их клетки обнаружили слабую степень аггрегации, но шарики протоплазмы были очень мелки, а клетки внешних щупалец содержали некоторое количество рыхлого или распавшегося буроватого вещества.

Опыты 6 и 7.— Два листа были погружены при 135° (57,2° C) в воду, которая была затем нагрета до 145° (62,7° C); ни один из них не загнулся. Впрочем, один, пробыв 31 минуту в холодной воде, обнаружил легкое загибание, которое стало усиливаться спустя еще 1 час 45 минут, пока все щупальца, за исключением шестнадцати или семнадцати, более или менее загнулись; но лист был настолько поврежден, что более не расправился. Другой лист, пробывший полчаса в холодной воде, был положен в крепкий раствор, но загибания не последовало; однако железки почернели, и в некоторых клетках наблюдалась слабая степень аггрегации, причем шарики протоплазмы были чрезвычайно мелки; в других клетках, особенно у внешних щупалец, было много зеленовато-бурого рыхлого вещества.

Опыт 8.— Лист был погружен в воду и прополоскан в ней в продолжение нескольких минут при 140° (60° C); затем он был оставлен на полчаса в холодной воде, но загибания не последовало. После этого он был помещен в крепкий раствор, и спустя 2 часа 30 минут внутренние, более близкие к краю щупальца хорошо загнулись, причем их железки почернели, а в клетках ножек была замечена неполная аггрегация. Три-четыре железки были испещрены белыми фарфоровидными образованиями, похожими на те, которые вызывает кипящая вода. Я больше не наблюдал подобного результата ни в одном случае при погружении листьев всего на несколько минут в воду такой низкой температуры, как 140°, и видел его только в одном листе из четырех после подобного же погружения при температуре 145° F. С другой стороны, у двух листьев, помещенных в воду, один при 145° (62,7° C), другой при 140° (60° C), и оставленных в ней, пока она не остыла, железки побелели и стали похожими на фарфор. Итак, время пребывания в воде является важным для результата условием.

Опыт 9.— Лист был помещен при 140° (60° C) в воду, которая была затем нагрета до 150° (65,5° C); пригибания не произошло; напротив, внешние щупальца несколько отогнулись назад. Железки стали похожими на фарфор, но некоторые из них были слегка испещрены пурпурными крапинками. Часто оказывалось, что основания железок пострадали сильнее верхушек. В этом листе, когда он был оставлен в крепком растворе, не произошло ни пригибания, ни аггрегации.

Опыт 10.— Лист был окунут в воду при 150—150,5° (65,5° C); он сделался несколько дряблым, причем внешние щупальца слегка отогнулись, а внутренние немного пригнулись внутрь, но только близ кончиков; последний факт показывает, что это движение не было настоящим пригибанием, так как нормально изгибается только основная часть. Щупальца приобрели обычный очень яркий красный цвет, причем железки стали почти белыми, как фарфор, но с розовым оттенком. Когда лист был помещен в крепкий раствор, клеточное содержимое щупалец стало грязно-бурым, без всякого следа аггрегации.

Опыт 11.— Лист был погружен при 145° (62,7° C) в воду, которая была затем нагрета до 156° (68,8° C). Щупальца стали яркокрасными и несколько отогнулись, причем почти все железки сделались похожими на фарфор; на пластинке они еще оставались розоватыми, а железки возле края совершенно побелели. После обычного погружения листа сначала в холодную воду, затем в крепкий раствор, клетки в щупальцах приобрели грязный зелено-бурый цвет, и протоплазма не обнаружила аг-

грегации. Тем не менее четыре железки не сделались фарфоровидными; ножки их у верхних концов скрутились спирально, наподобие валторны; но это движение никоим образом нельзя рассматривать как случай настоящего загибания. Протоплазма внутри клеток скрученных частей обнаружила аггрегацию, образовав явственные, хотя чрезвычайно мелкие пурпурные шарики. Этот случай ясно показывает, что протоплазма, будучи подвергнута на несколько минут высокой температуре, способна к аггрегации при последующей обработке углекислым аммонием, если нагревание не было настолько сильным, чтобы вызвать свертывание.

Заключительные замечания.— Так как похожие на волоски щупальца чрезвычайно тонки и имеют нежные стенки и так как я полоскал листья в течение нескольких минут возле самого шарика термометра, то едва ли возможно, чтобы они не нагрелись до температуры, очень близкой к той, которую показывал прибор. Из одиннадцати последних наблюдений мы видим, что температура в 130° F (54,4° C) никогда не вызывает непосредственного загибания щупалец, хотя температура от 120 до 125° F (48,8—51,6° C) быстро оказывает такое действие. Но листья бывают парализованы температурой в 130° F лишь временно, так как впоследствии, будучи оставлены в простой воде или в растворе углекислого аммония, они загибаются, и протоплазма их подвергается аггрегации. Такое большое различие в действии более высокой и более низкой температуры можно сравнить с различием в действии от погружения в крепкие и слабые растворы аммиачных солей: первые не вызывают движения, тогда как последние действуют энергично. Сакс называет временное прекращение способности к движению, зависящее от нагревания, тепловым оцепенением; * то же самое происходит с чувствительным растением (Mimosa), если его поместить на несколько минут во влажный воздух, нагретый до 120—122° F, т. е. до 49—50° C. Следует отметить, что у листьев Drosera, после погружения их в воду при 130° F, движение вызывается раствором углекислого аммония такой крепости, при которой он парализовал бы обыкновенные листья и не вызвал бы загибания.

Если подвергать листья в продолжение нескольких минут температуре даже в 145° F (62,7° C), то это не всегда их убивает, так как при последующем пребывании в холодной воде или в крепком растворе углекислого аммония они обыкновенно, хотя не всегда, загибаются, а протоплазма внутри их клеток испытывает аггрегацию; однако образовавшиеся при этом шарики чрезвычайно мелки, и многие клетки отчасти наполнены буроватым, мутным веществом. В других случаях, когда листья были погружены в воду при температуре ниже 130°, которая затем была поднята до 145° F (62,7° C), они загнулись вскоре после погружения, но, будучи затем оставлены в холодной воде, оказались неспособными расправиться. Если листья в течение нескольких минут находятся при температуре 145°, то небольшое число железок из наиболее чувствительных приобретает крапчатый вид от фарфоровидных образований; в одном случае это произошло при температуре 140° F (60° C). В другом случае, когда лист был помещен в воду той же температуры (140° F) и оставлен в ней, пока вода не остыла, все железки стали похожими на фарфор. Пребывание в продолжение нескольких минут при 150° F (65,5° C) обыкновенно оказывает такое же действие, однако многие железки сохраняют розоватый цвет, а многие приобретают крап-

* «Traité de Botanique», 1874, p. 1034.

чатый вид. Эта высокая температура никогда не вызывает настоящего загибания; напротив, щупальца обыкновенно отгибаются назад, хотя в меньшей степени, чем при погружении в кипящую воду; повидимому, это зависит от их пассивной эластичности. Если листья подвергались действию температуры в 150° F, то протоплазма, при последующей обработке углекислым аммонием, вместо того чтобы притти в состояние аггрегации, превращается в распавшееся или рыхлое обесцвеченное вещество. Словом, листья обыкновенно бывают убиты таким сильным нагреванием; но, в зависимости от возраста или строения, они в этом отношении несколько различаются между собой. В одном аномальном случае четыре из многочисленных железок листа, погруженного в воду, которая была нагрета до 156° F (68,8° С), не приобрели сходного с фарфором вида, * а протоплазма в клетках как раз под этими железками подверглась слабой и несовершенной аггрегации.

Наконец, замечателен тот факт, что листья *Drosera rotundifolia*, процветающей на холодных горных болотах по всей Великобритании и встречающейся (Гукер) за полярным кругом, способны хотя бы короткое время выдержать погружение в воду, нагретую до 145° F. **

Может быть, будет не лишним добавить, что погружение в холодную воду не вызывает загибания: я сразу окунул четыре листа, взятые с растений, которые пробыли несколько дней в высокой температуре, обыкновенно около 75° F (23,8° С), в 45-градусную воду (7,2° С), но они почти не реагировали; реакция была даже слабее, чем у нескольких других листьев с тех же растений, которые были одновременно погружены в воду при 75°, ибо последние слегка загнулись.

* Так как непрозрачность и фарфорообразный вид железок, вероятно, зависят от свертывания белка, я могу прибавить, ссылаясь на авторитет д-ра Бэрдон Сандерсона, что белок свертывается приблизительно при 155°, но в присутствии кислот температура свертывания ниже. Листья у Drosera содержат кислоту, и, быть может, разницею в ее количествах объясняются слабые различия вышеприведенных результатов.

** Повидимому, животные с холодной кровью, как и можно было ожидать, гораздо чувствительнее к повышению температуры, чем Drosera. Так, я слышал от д-ра Бэрдон Сандерсона, что лягушка начинает проявлять признаки беспокойства в воде при температуре в 85° F [29,4° С]. При 95° F [35° С] мускулы утрачивают подвижность, и животное умирает в оцепенелом состоянии.

ГЛАВА V

ДЕЙСТВИЕ БЕЗАЗОТИСТЫХ И АЗОТИСТЫХ ОРГАНИЧЕСКИХ ЖИДКОСТЕЙ НА ЛИСТЬЯ

Безазотистые жидкости. — Растворы гумми-арабика. — Сахар. — Крахмал. — Разбавленный алкоголь. — Оливковое масло. — Настой и отвар чая. — Азотистые жидкости. — Молоко. — Моча. — Жидкий белок. — Настой сырого мяса. — Нечистая мокрота. — Слюна. — Раствор рыбьего клея. — Различие в действии этих двух рядов жидкостей. — Отвар зеленого гороха. — Отвар и настой капусты. — Отвар листьев злаков.

В 1860 году, когда я в первый раз наблюдал Drosera и пришел к мысли, что листья поглощают питательное вещество из пойманных ими насекомых, мне показалось целесообразным сделать несколько предварительных опытов с небольшим числом обыкновенных жидкостей, содержащих и не содержащих азотистые вещества; результаты стоят того, чтобы их привести.

Во всех следующих случаях я ронял каплю с одного и того же остроконечного инструмента на середину листа; неоднократными опытами было определено, что такая капля в среднем очень близка к половине минима, или $^{1}/_{960}$ унции, или по объему 0,0295 см^3. Но эти измерения, очевидно, не могут претендовать на большую точность; кроме того, капли вязких жидкостей были заметно крупнее водяных. Опыт производился только над одним листом каждого растения, а растения были собраны в двух отдаленных местностях. Опыты были поставлены в августе и сентябре. При суждении о действии необходима одна предосторожность: если поместить каплю какой-либо клейкой жидкости на старый или слабый лист, железки которого перестали давать обильное выделение, капля иногда высыхает, особенно если держать растение в комнате, и некоторые из щупалец на середине листа и близ края его от этого стягиваются в одно место, вызывая обманчивое впечатление, будто они загнулись. Это иногда случается и при опытах с водою, так как она становится клейкой от смешения с вязким выделением. Поэтому единственным верным признаком,— и на него только я и полагался,— является загибание внутрь внешних щупалец, к которым жидкость совсем не прикасалась или, самое большее, прикасалась только к их основаниям. В этом случае движение всецело зависит от того, что центральные железки были раздражены жидкостью и сообщили двигательный импульс внешним щупальцам. Пластинка листа тоже часто загибается внутрь, совершенно так же, как при помещении на пластинку насекомого или кусочка мяса. Такое движение пластинки, насколько мне приходилось видеть, никогда не бывает вызвано простым высыханием клейкой жидкости и последующим стягиванием щупалец.

Сначала о безазотистых жидкостях. В виде предварительного опыта капли дестиллированной воды были помещены приблизительно на тридцать-сорок листьев, и никакого действия не последовало; однако в некоторых других, редких, случаях небольшое число щупалец загибалось на короткое время, но причиной этого могло быть и то, что я случайно прикасался к железкам, приводя листья в надлежащее положение. Можно было предвидеть, что вода не окажет никакого действия, так как иначе листья приходили бы в раздражение и двигались при каждом проливном дожде.

Гумми-арабик.— Были приготовлены растворы четырех степеней крепости: первый — шесть гран на унцию воды (одна часть на 73); второй — несколько крепче, но все-таки очень жидкий; третий — умеренной густоты, а четвертый — настолько густой, что он едва капал с заостренного инструмента. С этими растворами были произведены опыты над четырнадцатью листьями; капли оставались на листьях от 24 до 44 часов, обыкновенно около 30 часов. При таких условиях никогда не происходило загибания. Необходимо делать опыт с чистым гумми-арабиком, так как один мой знакомый воспользовался раствором, купленным в готовом виде, и получил загибание щупалец; но впоследствии он убедился, что раствор содержит много животного вещества, вероятно клея.

Сахар.— Капли раствора рафинада трех различных крепостей (причем самый слабый содержал одну часть сахара на 73 части воды) были оставлены на четырнадцати листьях от 32 до 48 часов, но никакого действия не обнаружилось.

Крахмал.— Капли смеси приблизительно такой густоты, как сливки, были помещены на шесть листьев и оставлены на них 30 часов, причем никакого действия не обнаружилось. Я удивлен этим фактом, так как полагаю, что продажный крахмал обыкновенно содержит следы клейковины, а это азотистое вещество вызывает загибание, как мы увидим в следующей главе.

Разбавленный алкоголь.— Одна часть алкоголя была прибавлена к семи частям воды, и капли обычного размера были помещены на пластинки трех листьев. За 48 часов не произошло никакого загибания. Чтобы убедиться, не были ли эти листья вообще повреждены, на них были помещены кусочки мяса, и через 24 часа листья плотно пригнулись. Я поместил также капли хереса на три других листа: загибания не произошло, хотя два из них казались несколько поврежденными. Впоследствии мы увидим, что срезанные листья, будучи погружены в разбавленный алкоголь вышеупомянутой крепости, не загибаются.

Оливковое масло.— Капли были помещены на пластинки одиннадцати листьев, и 24—48 часов спустя никакого действия не произошло. Затем четыре из этих листьев были испытаны кусочками мяса, положенными на их пластинки; у трех из них через 24 часа все щупальца и пластинки оказались плотно пригнутыми, тогда как у четвертого загнулось только небольшое число щупалец. Однако ниже будет показано, что срезанные листья, погруженные в оливковое масло, обнаруживают сильную реакцию.

Настой и отвар чая.— Капли крепкого настоя и отвара, а также капли довольно слабого отвара чая были помещены на десять листьев, из которых ни один не загнулся. Затем я испытал три из них, прибавив кусочки мяса к каплям, которые еще оставались на их пластинках; когда я осмотрел их 24 часа спустя, они были плотно загнуты. Затем был сделан опыт с химической составной частью чая, теином, который не оказал действия. Белковое вещество, которое листья должны были первоначально содержать, без сомнения, сделалось нерастворимым оттого, что они были совершенно высушены.

Итак, мы видим, что, кроме опытов с водою, были произведены опыты над шестьюдесятью одним листом с каплями вышеупо-

мянутых безазотистых жидкостей, и щупальца ни в одном случае не загнулись.

Что касается азотистых жидкостей, то опыты были произведены с первыми попавшимися под руку веществами. Опыты были поставлены в то же время и совершенно тем же способом, как и предыдущие. Так как сразу стало очевидным, что эти жидкости оказывают сильное действие, то я в большинстве случаев не отмечал, как скоро пригибались щупальца. Но это всегда случалось ранее 24 часов, тогда как капли безазотистых жидкостей, не оказывавших действия, во всех случаях наблюдались в продолжение значительно большего срока.

Молоко.— Капли были помещены на шестнадцать листьев; щупальца у всех листьев, а у нескольких также и пластинки вскоре сильно загнулись. Сроки были записаны только в трех случаях, именно для листьев, на которые были помещены исключительно мелкие капли. Щупальца этих листьев несколько пригнулись через 45 минут; спустя 7 часов 45 минут пластинки двух листьев так сильно загнулись внутрь, что образовали чашечки, заключавшие в себе капли. Эти листья расправились на третий день. В другом случае пластинка листа сильно загнулась через 5 часов после того, как на нее была помещена капля молока.

Человеческая моча.— Капли были помещены на двенадцать листьев, и у всех, за одним единственным исключением, щупальца сильно пригнулись. Я полагаю, что в различных случаях время, потребное для движения щупалец, значительно менялось вследствие разницы в химическом составе мочи, но движение происходило всегда до истечения 24 часов. В двух случаях я записал, что все внешние щупальца вполне пригнулись через 17 часов, но пластинка листа не загнулась. В другом случае края листа спустя 25 часов 30 минут так сильно загнулись, что он превратился в чашечку. Действие мочи зависит не от мочевины, которая, как мы впоследствии увидим, не активна.

Белок (прямо из куриного яйца), будучи помещен на семь листьев, у шести из них вызвал значительное загибание щупалец. В одном случае край самого листа сильно завернулся по истечении 20 часов. Тот лист, который не обнаружил реакции, оставался в таком состоянии 26 часов; затем он был испытан каплей молока, которая через 12 часов вызвала загибание щупалец внутрь.

Холодный профильтрованный настой сырого мяса.— С ним был произведен опыт только над одним листом, у которого большинство внешних щупалец и пластинка загнулись через 19 часов. В продолжение следующих лет я много раз употреблял этот настой для испытания листьев, над которыми производились опыты с другими веществами, и оказалось, что он действует чрезвычайно энергично, но так как я не вел точной записи этих опытов, они здесь не приведены.

Мокрота.— Густая и жидкая мокрота из бронхов, помещенная на листья, вызвала загибание. У одного листа с жидкой мокротой краевые щупальца и пластинки слабо загнулись внутрь через 5 часов 30 минут и сильно через 20 часов. Действие этой жидкости, без сомнения, зависит либо от слюны, либо от какого-нибудь белкового вещества,* смешанного с нею, а не от главной составной части мокроты — муцина, как мы увидим в следующей главе.

Слюна.—Человеческая слюна при выпаривании оставляет ** от 1,14 до 1,19 процента осадка, который дает 0,25 процента золы; следовательно, относительное количество азотистого вещества, содержащегося в слюне, должно быть мало. Тем не менее капли, помещенные на пластинки восьми листьев, подействовали на все листья. В одном случае все внешние щупальца, за исключением девяти, пригнулись

* Мокрота дыхательных путей, как указывается в книге Маршалла «Outlines of Physiology», т. II, 1867, стр. 364, содержит некоторое количество белка.

** Müller. «Elements of Physiology», Eng. Trans., vol. I, p. 514.[16]

через 19 часов 30 минут, в другом — небольшое число пригнулось через 2 часа, а спустя 7 часов 30 минут все щупальца, расположенные около места, где лежала капля, а также пластинка, пришли в действие. После того как эти опыты были сделаны, я много десятков раз слегка прикасался к железкам ручкой своего скальпеля, смоченной слюною, чтобы убедиться, находится ли лист в состоянии деятельности: это состояние обнаруживалось через несколько минут загибанием щупалец внутрь. Съедобное гнездо китайской ласточки сделано из вещества, выделяемого слюнными железками; два грана были взяты на унцию дестиллированной воды (одна часть на 218), которую я кипятил в продолжение нескольких минут, но не вся масса растворилась. Капли обычного размера были помещены на три листа, которые через 1 час 30 минут загнулись хорошо, а через 2 часа 15 минут — плотно.

Рыбий клей.— Капли раствора приблизительно такой густоты, как молоко, и капли еще более густого раствора были помещены на восемь листьев, и у всех щупальца загнулись. В одном случае щупальца хорошо загнулись через 6 часов 30 минут, а листовая пластинка на некотором протяжении через 24 часа. Так как слюна, несмотря на очень небольшое относительное содержание азотистого вещества, действовала весьма энергично, я сделал опыт, чтобы определить, каково наименьшее количество рыбьего клея, способное вызвать реакцию. Одна часть его была растворена в 218 частях дестиллированной воды, и капли были помещены на четыре листа. Через 5 часов два из них загнулись значительно, а два — умеренно; через 22 часа первые загнулись сильно, а последние еще гораздо больше. В течение 48 часов со времени помещения капель на листья все четыре листа почти расправились. Затем им были даны маленькие кусочки мяса, которые подействовали энергичнее раствора. Одна часть рыбьего клея была затем растворена в 437 частях воды; полученный раствор был так жидок, что его нельзя было отличить от воды. Капли обычного размера были помещены на семь листьев, из которых каждый получил таким образом $^1/_{360}$ грана (0,0295 мг). Три из них оставались под наблюдением в продолжение 41 часа, но не обнаружили никакой реакции; у четвертого и пятого два или три внешних щупальца загнулись через 18 часов; у шестого их загнулось несколько более; у седьмого, кроме того, край листа едва заметно загнулся внутрь. Щупальца последних четырех листьев начали снова выпрямляться спустя еще только 8 часов. Итак, $^1/_{960}$ грана рыбьего клея достаточно для весьма слабого действия на более чувствительные или деятельные листья. На один из листьев, на которые не подействовал слабый раствор, и на другой, у которого пригнулось только два щупальца, были помещены капли раствора одинаковой густоты с молоком; на следующее утро, спустя 16 часов, у обоих все щупальца оказались сильно загнутыми.

Я произвел опыты с вышеприведенными азотистыми жидкостями всего над шестьюдесятью четырьмя листьями, не считая ни пяти листьев, над которыми были произведены опыты лишь с крайне слабым раствором рыбьего клея, ни многочисленных произведенных впоследствии опытов, для которых не велось точной записи. Из этих шестидесяти четырех листьев у шестидесяти трех щупальца, а часто и пластинки, хорошо загибались. Лист, у которого загибания не произошло, вероятно, был слишком стар или находился в оцепенении. Но для получения такого большого относительного количества удачных случаев нужно тщательно выбирать молодые и деятельные листья. Не менее тщательно были выбраны подобные же листья для шестидесяти одного опыта с безазотистыми жидкостями (не считая воды), и мы видели, что ни один из них не проявил ни малейшей реакции. Итак, мы можем смело заключить, что в шестидесяти четырех опытах с азотистыми жидкостями пригибание внешних щупалец зависело от поглощения азотистого вещества железками щупалец на пластинке.

Некоторые из листьев, на которые безазотистые жидкости не подействовали, были, как указывалось выше, непосредственно затем испытаны кусочками мяса, и при такой поверке оказалось, что они находятся в деятельном состоянии. В дополнение к этим опытам двадцать три листа, на пластинках которых еще лежали капли гумми-арабика, сиропа или крахмала, не оказавшие никакого действия в продолжение 24—48 часов, были затем испытаны каплями молока, мочи или белка. У семнадцати листьев из двадцати трех после такой обработки хорошо загнулись щупальца, а в некоторых случаях и пластинки; но жизненные силы листьев несколько ослабели, так как скорость движения была заметно меньше, чем при действии тех же самых азотистых жидкостей на свежие листья. Это ослабление, а также нечувствительность шести листьев можно приписать повреждению от экзосмоза, который был вызван густотою жидкости, помещенной на их пластинки.

Здесь будет уместно привести результаты небольшого числа других опытов с азотистыми жидкостями. Были приготовлены отвары некоторых овощей, заведомо богатых азотом; они подействовали подобно животным жидкостям. Так, я кипятил некоторое время небольшое количество *зеленого гороха* в дистиллированной воде и затем дал устояться полученному отвару умеренной густоты. Капли отстоявшейся жидкости были помещены на четыре листа; при осмотре через 16 часов щупальца и пластинки у всех листьев оказались сильно загнутыми. Из одного замечания, высказанного Герхардтом,* я заключаю, что легумин находится в горохе «в соединении со щелочью, давая несвертывающийся раствор», а в таком виде он должен растворяться в кипящей воде. Можно упомянуть по поводу вышеприведенных и следующих опытов, что, согласно Шиффу,** существуют некоторые формы белка, которые не свертываются от кипящей воды, но превращаются в растворимые пептоны.

В трех случаях я кипятил изрубленные капустные листья *** в дистиллированной воде 1 или $1^1/_4$ часа; когда я слил отвар и он устоялся, получилась бледная, грязно-зеленая жидкость. Капли обычного размера были помещены на тринадцать листьев. Через 4 часа щупальца и пластинки загнулись необыкновенно сильно. На следующий день протоплазма внутри клеток щупалец оказалась в состоянии аггрегации, чрезвычайно резко выраженной. Я прикоснулся также к липкому выделению вокруг железок у нескольких щупалец крошечными каплями отвара, взяв капли головкой маленькой булавки, и щупальца хорошо загнулись через несколько минут. Ввиду такого сильного действия жидкости одна часть ее была разведена тремя частями воды, и капли были помещены на пластинки пяти листьев; на следующее утро действие оказалось таким сильным, что пластинки их сложились пополам. Итак, мы видим, что отвар капустных листьев действует почти или совершенно так же сильно, как настой сырого мяса.

Приблизительно такие же количества изрубленных капустных листьев и дистиллированной воды, как в последнем опыте, были оставлены на 20 часов в сосуде, в горячей водяной бане, но не были нагреты до температуры, близкой к точке кипения. Капли этого настоя были помещены на четыре листа. Один из них, спустя 23 часа, сильно загнулся; второй — слегка; у третьего пригнулись только щупальца, близкие к краю; четвертый вовсе не обнаружил реакции. Итак, сила этого настоя гораздо меньше силы отвара; ясно, что погружение капустных

* Watts' «Dict. of Chemistry», vol. III, p. 568.

** «Leçons sur la Phys. de la Digestion», tome I, p. 379; tome II, p. 154, 166— о легумине.

*** Листья молодых растений, до образования кочна, такие, какие я употреблял, содержат 2,1% белкового вещества, а внешние листья зрелых растений 1,6%. Watts' «Dict. of Chemistry», vol. I, p. 653.

листьев на один час в воду при температуре кипения гораздо действительнее для извлечения вещества, которое раздражает Drosera, чем погружение в теплую воду на несколько часов. Может быть, содержимое клеток защищено (как замечает Шифф в отношении легумина) тем, что стенки состоят из клетчатки, и поэтому, пока последние не будут разорваны кипящей водой, растворяется лишь небольшая часть содержащегося в клетках белкового вещества. По сильному запаху вареных капустных листьев мы знаем, что кипящая вода производит в них некоторое химическое изменение и что они при этом становятся гораздо удобоваримее и питательнее для человека. Поэтому интересен тот факт, что вода такой температуры извлекает из них вещество, которое раздражает Drosera в необычайно сильной степени.

Злаки содержат гораздо меньше азотистого вещества, чем горох или капуста. Листья и стебли трех обыкновенных родов были изрублены, и я кипятил их некоторое время в дестиллированной воде. Капли этого отвара (после того как он простоял 24 часа) были помещены на шесть листьев и подействовали довольно своеобразно, чему будут приведены другие примеры в седьмой главе об аммиачных солях. Спустя 2 часа 30 минут у четырех листьев сильно загнулись пластинки, но не внешние щупальца; то же самое произошло со всеми шестью листьями через 24 часа. Два дня спустя пластинки, а также небольшое число близких к краю щупалец, которые были пригнуты, расправились; к этому времени было поглощено значительное количество жидкости, находившейся на пластинках. Повидимому, отвар сильно раздражает железки на пластинке, вызывая быстрое и значительное загибание последней; но стимул, в отличие от того, что происходит в обыкновенных случаях, не распространяется или распространяется лишь в слабой степени на внешние щупальца.

Здесь можно прибавить, что одна часть экстракта белладонны (приобретенной у аптекаря) была растворена в 437 частях воды, и капли были помещены на шесть листьев. На следующий день все они несколько загнулись, а спустя 48 часов совершенно расправились. Это действие было вызвано не содержащимся здесь атропином, так как впоследствии я убедился, что он совершенно недеятелен. Я приобрел также экстракт белены в трех магазинах и сделал настой той же крепости. Из этих трех настоев только один подействовал на некоторые из листьев, с которыми были поставлены опыты. Хотя фармацевты полагают, что весь белок осаждается при приготовлении этого препарата, я не сомневаюсь, что часть белка иногда сохраняется; даже следов его было бы достаточно для раздражения наиболее чувствительных листьев Drosera.

ГЛАВА VI

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СПОСОБНОСТЬ ВЫДЕЛЕНИЯ DROSERA

Выделение становится кислым при прямом или косвенном раздражении железок. — Характер кислоты. — Перевариваемые вещества. — Белок; его переваривание, остановленное щелочами, возобновляется от прибавления кислоты. — Мясо. — Фибрин. — Синтонин. — Рыхлая соединительная ткань. — Хрящ. — Волокнистый хрящ. — Кость. — Эмаль и дентин. — Фосфорнокислая известь. — Волокнистое основное вещество кости. — Желатина. — Хондрин. — Молоко, казеин и сыр. — Клейковина. — Легумин. — Пыльца. — Глобулин. — Гематин. — Непереваримые вещества. — Эпидермальные образования.— Волокнистая соединительная ткань. — Муцин.— Пепсин.— Мочевина. — Хитин. — Клетчатка. — Хлопчатобумажный порох. — Хлорофилл. — Жир и масло. — Крахмал. — Действие выделения на живые семена. — Краткий обзор и заключительные замечания.

Так как мы видели, что азотистые жидкости действуют на листья Drosera совершенно иначе, чем жидкости безазотистые, и так как листья остаются сомкнутыми над различными органическими телами гораздо дольше, чем над телами неорганическими, каковы кусочки стекла, золы, дерева и т. д., то возникает интересный вопрос: могут ли они только поглощать вещества, находящиеся уже в растворе, или же они делают их растворимыми, т. е. обладают пищеварительной способностью. Мы сейчас увидим, что они несомненно обладают этой способностью и что они действуют на белковые соединения совершенно так же, как желудочный сок млекопитающих; переваренное вещество затем поглощается. Этот факт, который будет ясно доказан, представляет удивительное явление в физиологии растений. Я должен здесь заметить, что при всех моих последующих опытах мне с величайшей любезностью помогал д-р Бэрдон Сандерсон многими ценными указаниями и содействием.

Для читателей, которым ничего не известно о переваривании белковых соединений животными, может быть, будет полезно предварительно указать, что оно производится посредством фермента — пепсина — вместе со слабой соляной кислотой, хотя для этой цели пригодна почти всякая кислота. Однако ни пепсин, ни кислота сами по себе не обладают переваривающей способностью.* Мы видели, что когда железки на пластинке бывают раздражены прикосновением какого-либо предмета, особенно если он содержит азотистое вещество, то внешние щупальца, а часто и пластинка, загибаются, причем лист превращается временно в чашечку или желудок. В то же самое время выделение желе-

* Однако, согласно Шиффу и вопреки мнению некоторых физиологов, оказывается, что слабая соляная кислота растворяет, хотя и медленно, очень малые количества свернувшегося белка. Schiff. «Phys. de la Digestion». 1867, tome II, p. 25.

зок на пластинке увеличивается и становится кислым. Кроме того, железки передают некоторое влияние железкам внешних щупалец, заставляя их давать более обильное выделение, которое также становится кислым или более кислым, чем было раньше.

Так как этот результат важен, я приведу [данные в] доказательство его. Выделение многих железок на тридцати листьях, не подвергавшихся никакому раздражению, было испытано лакмусовой бумажкой; выделение двадцати двух из этих листьев нисколько не изменило ее цвета, тогда как выделение восьми листьев вызвало крайне слабый и иногда сомнительный красный оттенок. Однако два других старых листа, повидимому, несколько раз загибавшихся, подействовали на окраску бумаги гораздо определеннее. Затем на пять листьев были помещены частицы чистого стекла, на шесть — кубики белка и на три листа — кусочки сырого мяса; в это время у всех этих листьев выделение нисколько не было кислым. Спустя 24 часа, когда почти все щупальца на этих четырнадцати листьях более или менее пригнулись, я снова испытал выделение, выбирая железки, которые еще не достигли центра и не прикоснулись ни к какому предмету: теперь оно было явственно кислым. Степень кислотности выделения иногда бывала различна у железок одного и того же листа. На некоторых листьях небольшое число щупалец, как это часто случается по какой-то неизвестной причине, не пригнулось: в пяти случаях их выделение нисколько не оказалось кислым, тогда как выделение соседних пригнутых щупалец на том же листе было явственно кислым. У листьев, которые были раздражены частицами стекла, помещенными на центральные железки, выделение, собиравшееся под ними на пластинке, было гораздо кислее выделения, выступавшего из внешних щупалец, которые пригнулись еще только умеренно. Когда на пластинку клали кусочки белка (который обладает щелочным характером) или кусочки мяса, собиравшееся под ними выделение тоже бывало очень кислым. Так как сырое мясо, смоченное водою, слегка кисло, я сравнивал его действие на лакмусовую бумажку прежде, чем класть его на листья, и после того как оно было облито выделением; не могло быть сомнения в том, что последнее было гораздо кислее. Я сотни раз испытывал характер выделения на пластинке у листьев, загнувшихся над различными предметами, и неизменно находил его кислым. Итак, мы можем заключить, что выделение листьев, не находящихся в состоянии раздражения, хотя и чрезвычайно липкое, не кисло или кисло лишь слегка, но что оно становится кислым или гораздо кислее после того, как щупальца начнут загибаться над любым неорганическим или органическим предметом; оно становится еще кислее после того, как щупальца пробудут некоторое время плотно сомкнутыми над каким бы то ни было предметом.

Здесь можно напомнить читателю, что выделение, повидимому, в некоторой степени обладает антисептическими свойствами, ибо задерживает появление плесени и инфузорий, этим путем временно препятствуя обесцвечению и распаду таких веществ, как яичный белок, сыр и т. д. Следовательно, оно действует подобно желудочному соку высших животных, который, как известно, останавливает гниение благодаря уничтожению микроорганизмов.

Так как я хотел узнать, какую кислоту содержит выделение,[17] 445 листьев были промыты в дестиллированной воде, данной мне проф. Франклендом; но выделение так липко, что едва ли возможно соскоблить или смыть его дочиста. Условия

были неблагоприятны также ввиду позднего времени года и малых размеров листьев. Проф. Франкленд чрезвычайно любезно взялся исследовать полученную таким путем жидкость. Листья были раздражены чистыми кусочками стекла, помещенными на них за 24 часа до промывания. Без сомнения, выделилось бы гораздо больше кислоты, если бы листья были раздражены животным веществом, но это затруднило бы анализ. Проф. Франкленд сообщил мне, что жидкость не содержала следов ни соляной, ни серной, ни виннокаменной, ни щавелевой, ни муравьиной кислот. Когда это было установлено, остальная жидкость была выпарена почти досуха и подкислена серной кислотой; при этом образовались летучие кислые пары, которые были собраны и обработаны углекислым серебром. «Вес полученной таким способом серебряной соли составлял только 0,37 г — количество, слишком малое для точного определения молекулярного веса кислоты. Впрочем, полученное число близко соответствовало пропионовой кислоте; я полагаю, что в жидкости находилась именно она или смесь уксусной и масляной кислот. Кислота, несомненно, принадлежит к уксусному или жирному ряду».

Проф. Франкленд, а также ассистент его заметили (этот факт важен), что жидкость «при подкислении серной кислотой издавала сильный запах, похожий на запах пепсина». Листья, с которых было смыто выделение, были также посланы проф. Франкленду; они были подвергнуты мацерации в продолжение нескольких часов, затем подкислены серной кислотой и отогнаны, но кислота не перешла. Следовательно, кислота, которая содержится в свежих листьях и присутствие которой доказывается изменением цвета лакмусовой бумажки при раздавливании листьев должна быть иного свойства, чем кислота, находящаяся в выделении. Листья совершенно не издавали и запаха пепсина.

Хотя давно известно, что пепсин с уксусной кислотой обладает способностью переваривать белковые соединения, я счел полезным убедиться, нельзя ли заменить уксусную кислоту, без потери переваривающего свойства, сродными кислотами, которые, как предполагают, встречаются в выделении Drosera, именно пропионовой, масляной или валериановой. Д-р Бэрдон Сандерсон был так любезен, что сделал для меня следующие опыты, результаты которых ценны независимо от предмета нашего исследования. Кислоты доставил проф. Франкленд.

«1. Целью следующих опытов было определение переваривающей деятельности жидкостей, содержащих пепсин, при подкислении их некоторыми летучими кислотами, принадлежащими к уксусному ряду, по сравнению с жидкостями, подкисленными соляной кислотою в пропорции, подобной той, в которой она находится в желудочном соке.

2. Эмпирически установлено, что наилучшие результаты при искусственном переваривании получаются при употреблении жидкости, содержащей по весу две части хлористого водорода на тысячу. Это количество соответствует приблизительно 6,25 куб. см обыкновенной крепкой соляной кислоты на литр. Соответственные количества пропионовой, масляной и валериановой кислот, потребные для нейтрализации такого же количества основания, какое нейтрализует 6,25 кубических сантиметров HCl, в граммах составят: 4,04 для пропионовой кислоты, 4,82 для масляной и 5,68 для валериановой. Поэтому было признано целесообразным при сравнении переваривающих свойств этих кислот и соляной кислоты употреблять их в указанной пропорции.

3. Было приготовлено пятьсот куб. сант. жидкости, содержавшей около 8 куб. см. глицеринового экстракта слизистой оболочки из желудка собаки, убитой во время пищеварения; 10 куб. см. было выпарено и высушено при 110°. Это количество дало 0,0031 осадка.

4. Было взято четыре порции этой жидкости; они были, каждая в отдельности, подкислены соляной, пропионовой, масляной и валериановой кислотами в вышеуказанной пропорции. Каждая жидкость была затем помещена в пробирку, плавав-

шую в водяной бане, снабженной термометром, который показывал температуру 38—40° С. В каждую пробирку было помещено известное количество невареного фибрина, и затем все они были оставлены на четыре часа, причем я все время поддерживал одинаковую температуру и следил, чтобы каждая пробирка содержала постоянно избыток фибрина. По истечении этого срока каждая жидкость была профильтрована. Из фильтрата, который, конечно, содержал столько фибрина, сколько переварилось в течение четырех часов, было отмерено 10 куб. сант., выпарено и высушено при 110°. Осадка было соответственно:

в жидкости, содержавшей	соляную кислоту . .	0,4079
»	пропионовую кислоту	0,0601
	масляную кислоту . .	0,1468
	валериановую кислоту	. 0,1254

Поэтому, вычитая из каждого числа вышеупомянутый осадок, оставшийся при выпаривании самой неперваривающей жидкости, т. е. 0,0031, мы получаем:

для пропионовой кислоты .	0,0570
» масляной кислоты . . .	0,1437
» валериановой кислоты . .	0,1223

сравнительно с 0,4048 для соляной кислоты; эти числа в отдельности выражают количества фибрина по весу, переваренные в присутствии эквивалентных количеств соответствующих кислот при тождественных условиях.

Результаты опыта могут быть выражены так: если 100 представляет переваривающую силу жидкости, содержащей пепсин и соляную кислоту в обычной пропорции, то 14,0, 35,4 и 30,2 представят соответственно переваривающую способность трех исследуемых кислот.

5. Второй опыт, в котором приемы были тождественны во всех отношениях, за исключением того, что все пробирки были погружены в общую водяную баню, а осадки высушены при 115° С, дал следующие результаты.

Количество фибрина, растворенного в продолжение четырех часов в 10 куб. сант. жидкости:

пропионовая кислота	0,0563
масляная кислота .	0,0835
валериановая кислота	0,0615

Количество, переваренное подобной же жидкостью, содержавшей соляную кислоту, составляло 0,3376. Отсюда, если принять это число за 100, следующие числа представят соответственные количества, переваренные другими кислотами:

пропионовая кислота .	16,5
масляная кислота . .	24,7
валериановая кислота .	16,1

6. Третий подобный же опыт дал:

Количество фибрина, переваренного в течение четырех часов 10 куб. сант. жидкости:

соляная кислота . .	0,2915
пропионовая кислота .	0,1490
масляная кислота . .	0,1044
валериановая кислота .	0,0520

При сравнении, как и раньше, трех последних чисел с первым, принимая его за 100, переваривающую силу пропионовой кислоты можно выразить числом 16,8, масляной — 35,8, валериановой — 17.8.

Средней величиной из этих трех рядов наблюдений (если соляная кислота — 100) будет для:

пропионовой кислоты . . .	15,8
масляной кислоты . . .	32,0
валериановой кислоты	21,4

7. Был произведен дальнейший опыт, чтобы определить, бывает ли переваривающая деятельность масляной кислоты (которая была выбрана как наиболее, повидимому, деятельная) относительно больше при обыкновенной температуре, чем при температуре тела. Было найдено, что в то время как 10 куб. сант. жидкости, содержавшей соляную кислоту в обыкновенной пропорции, переварили 0,1311 г. подобная же жидкость, приготовленная с масляной кислотой, переварила 0,0455 г фибрина.

Отсюда, принимая количества, переваренные с соляной кислотой при температуре тела, за 100, мы имеем для переваривающей силы соляной кислоты при температуре 16—18° С число 44,9, а для масляной кислоты при той же температуре — 15,6».

Мы видим, таким образом, что при более низкой из этих двух температур соляная кислота с пепсином переваривает в течение того же времени несколько меньше половины количества фибрина, перевариваемого при более высокой температуре; сила масляной кислоты уменьшается в той же пропорции при подобных условиях и температуре. Мы видели также, что масляная кислота, более деятельная, чем пропионовая или валериановая, переваривает с пепсином при более высокой температуре меньше трети того количества фибрина, который переваривается при той же температуре с соляной кислотой.

Теперь я подробно изложу мои опыты над переваривающим действием выделения Drosera, разделив вещества, с которыми были поставлены опыты, на два ряда, именно на такие, которые перевариваются более или менее полно, и на такие, которые не перевариваются. Мы сейчас увидим, что желудочный сок высших животных действует на все эти вещества совершенно аналогично. Прошу обратить внимание на опыты под заголовком «Белок», которые показывают, что выделение утрачивает свою силу при нейтрализации щелочью и снова приобретает ее от прибавления кислоты.

Вещества, которые полностью или частично перевариваются выделением Drosera

Белок. — Проделав опыты с различными веществами, д-р Бэрдон Сандерсон посоветовал мне употреблять кубики свернувшегося белка или сваренного вкрутую яйца. Следует предварительно указать, что пять кубиков такого же размера, какие употреблялись в дальнейших опытах, были одновременно помещены для сравнения на мокрый мох рядом с экземплярами Drosera. Погода была жаркая, и спустя четыре дня некоторые из этих кубиков обесцветились и заплесневели, причем углы их несколько округлились; но они не были окружены зоною прозрачной жидкости, как бывает с теми, которые подвергаются перевариванию. Другие кубики сохранили углы и белый цвет. Спустя восемь дней все они несколько уменьшились в размерах и обесцветились, причем их углы сильно округлились. Тем не менее у четырех образцов из пяти центральные части были еще белы и непрозрачны. Таким образом, они по своему состоянию значительно отличались, как мы увидим, от кубиков, подвергшихся действию выделения.

Опыт 1.— Сначала был сделан опыт с довольно большими кубиками белка; щупальца хорошо пригнулись через 24 часа; спустя еще день углы кубиков растворились и округлились; * однако кубики были настолько велики, что листья оказались поврежденными; через семь дней один лист отмер, а остальные отмирали. Белок, пролежавший четыре-пять дней и начавший, как можно предположить, слегка разлагаться, повидимому действует сильнее, чем свежесваренные яйца. Так как большей частью употреблялись последние, то я обыкновенно слегка смачивал их слюною, чтобы заставить щупальца скорее загнуться.

Опыт 2.— Кубик в $^1/_{10}$ дюйма (т. е. у которого каждая сторона имела в длину $^1/_{10}$ дюйма, или 2,54 мм) был помещен на лист; через 50 часов он превратился в шарик диаметром около $^3/_{40}$ дюйма (1,905 мм), окруженный совершенно прозрачной жидкостью. Через десять дней лист снова расправился, но на пластинке еще оставался крошечный кусочек белка, который теперь стал прозрачным. Этому листу было дано больше белка, чем могло быть растворено или переварено.

Опыт 3.— Два кубика белка в $^1/_{20}$ дюйма (1,27 мм) были помещены на два листа. Через 46 часов один из них растворился без остатка, и бóльшая часть превратившегося в жидкость вещества была поглощена; оставшаяся жидкость в этом случае оказалась, как и во всех других, очень кислой и липкой. Другой кубик реагировал несколько медленнее.

Опыт 4.— Два кубика белка такого же размера, как предыдущие, были положены на два листа и через 50 часов превратились в две большие капли прозрачной жидкости; но когда они были вынуты из-под пригнутых щупалец и рассмотрены в отраженном свете под микроскопом, то в одной из капель можно было видеть тонкие полоски белого непрозрачного вещества, а в другой капле — следы подобных полосок. Капли были помещены обратно на листья, которые снова расправились 10 дней спустя; на этот раз ничего не осталось, кроме очень малого количества прозрачной кислой жидкости.

Опыт 5.— Этот опыт был слегка видоизменен, чтобы белок мог скорее подвергнуться действию выделения. Два кубика, каждый приблизительно в $^1/_{40}$ дюйма (0,635 мм), были помещены на один и тот же лист, и два таких же кубика были положены на другой лист. Они были осмотрены через 21 час 30 минут, и все четыре оказались скругленными. Через 46 часов два кубика на одном листе вполне превратились в жидкость, причем она была совершенно прозрачна; на другом листе еще можно было рассмотреть посреди жидкости несколько непрозрачных белых полосок. Спустя 72 часа эти полоски исчезли, но на пластинке еще осталось немного липкой жидкости, тогда как на первом листе она была почти вся поглощена. Оба листа теперь начинали расправляться.

Казалось, что лучший и почти единственный способ открыть в выделении присутствие какого-нибудь фермента, аналогичного пепсину, состоит в том, чтобы нейтрализовать кислоту выделения щелочью и наблюдать, прекратится ли процесс переваривания, а затем прибавить немного кислоты и наблюдать, возобновится ли процесс. Это было сделано и, как мы увидим, успешно; но предварительно было необходимо произвести два контрольных опыта, а именно [выяснить], остановится ли процесс переваривания от прибавления мелких ка-

* Во всех моих многочисленных опытах над перевариванием кубиков белка неизменно прежде всего сглаживались углы и края. Шифф утверждает («Leçons sur la Phys. de la Digestion», 1867, т. II, стр. 149), что это обстоятельство характерно для белка при переваривании его желудочным соком животных. Однако он замечает: «les dissolutions, en chimie, ont lieu sur *toute* la surface des corps en contact avec l'agent dissolvant» [«в химии растворение происходит по всей поверхности тел, находящейся в соприкосновении с растворителем»].

цель воды такого же размера, как капли раствора щелочи, какие предстояло употребить, и, во-вторых, не будут ли повреждены листья мелкими каплями слабой соляной кислоты такой же крепости и размера, как капли, которые будут употреблены. Поэтому были произведены два следующие опыта:

Опыт 6.— Мелкие кубики белка были положены на три листа, и два или три раза в день прибавлялись крошечные капли дестиллированной воды на булавочной головке. Это нимало не задержало процесса, ибо через 48 часов кубики вполне растворились на всех трех листьях. На третий день листья начали расправляться, а на четвертый вся жидкость была поглощена.

Опыт 7.— Мелкие кубики белка были помещены на два листа, и два или три раза прибавлялось по крошечной капле соляной кислоты, крепости одна часть кислоты на 437 частей воды. Это нисколько не задержало, даже как будто ускорило процесс пищеварения, ибо все следы белка исчезли через 24 часа 30 минут. Через три дня листья отчасти расправились, и к этому времени почти вся липкая жидкость на их пластинках всосалась. Едва ли нужно упоминать о том, что кубики белка, одного размера с вышеприведенными, пробывшие семь дней в небольшом количестве соляной кислоты вышеупомянутой крепости, вполне сохранили все свои углы.

Опыт 8.— Кубики белка (в $^1/_{20}$ дюйма, или 1,27 мм) были положены на пять листьев; к трем из них время от времени я прибавлял крошечные капли раствора одной части углекислого натрия в 437 частях воды, а к двум другим — капли углекислого калия той же крепости. Я наносил капли головкою довольно большой булавки и определил, что каждая из них равнялась приблизительно $^1/_{10}$ миннма (0,0059 см³); следовательно, каждая содержала только $^1/_{4800}$ грана (0,0135 мг) щелочи. Этого количества было недостаточно, так как через 46 часов все пять кубиков растворились.

Опыт 9.— Предыдущий опыт был повторен над четырьмя листьями, с той разницей, что капли того же раствора углекислого натрия прибавлялись несколько чаще, а именно, как только выделение становилось кислым; таким образом, нейтрализация его происходила гораздо полнее. На этот раз спустя 24 часа углы у трех кубиков нисколько не округлились, а у четвертого округлились в очень слабой степени. Затем были прибавлены капли чрезвычайно слабой соляной кислоты (именно одна часть на 847 частей воды), как раз столько, чтобы нейтрализовать еще остававшуюся щелочь; после этого пищеварение немедленно возобновилось, так что через 23 часа 30 минут три кубика вполне растворились, а четвертый превратился в крошечный шарик, окруженный прозрачной жидкостью; на следующий день этот шарик исчез.

Опыт 10.— Затем были употреблены более крепкие растворы углекислого натрия и калия, именно одна часть на 109 частей воды; так как были даны капли того же размера, что и раньше, то каждая капля содержала $^1/_{1200}$ грана (0,0539 мг) той или другой соли. Два кубика белка (каждый около $^1/_{40}$ дюйма, или 0,635 мм) были помещены на один и тот же лист и два кубика — на другой. Как только выделение становилось слегка кислым (что случалось четыре раза в продолжение 24 часов), каждый лист получал капли углекислого натрия или калия, и кислота таким образом вполне нейтрализовалась. На этот раз опыт совершенно удался, так как через 22 часа углы кубиков были так же остры, как вначале, а мы знаем из опыта 5, что такие маленькие кубики были бы за это время вполне округлены выделением при его естественном составе. Затем часть жидкости была удалена с листовых пластинок пропускной бумагой, и были прибавлены крошечные капли соляной кислоты, крепости одна часть кислоты на 200 частей воды. Более крепкая кислота была употреблена потому, что растворы щелочей были крепче. Процесс пищеварения теперь начался, и через 48 часов после прибавления кислоты не только вполне рас-

творились четыре кубика, но и всосалась значительная часть превратившегося в жидкость белка.

Опыт 11.— Два кубика белка (в $^1/_{40}$ дюйма, или 0,635 мм) были помещены на два листа и обработаны щелочами, как в предыдущем опыте, и с тем же результатом, ибо через 22 часа их углы были видны совершенно отчетливо, из чего следовало, что процесс переваривания был полностью приостановлен. Я решил затем определить, каково будет действие более крепкой соляной кислоты; поэтому я прибавил крошечные капли однопроцентного раствора. Он оказался чересчур крепким: через 48 часов после прибавления кислоты один кубик был почти еще не тронут, другой округлился лишь очень слабо, и оба были слегка окрашены в розовый цвет. Последнее показывает, что листья были повреждены,* ибо во время нормального процесса пищеварения белок так не окрашивается; из этого мы можем понять, почему кубики не растворились.

Из этих опытов мы ясно видим, что выделение обладает свойством растворять белок и что, кроме того, от прибавления щелочи процесс пищеварения останавливается, но немедленно возобновляется, как только щелочь будет нейтрализована слабой соляной кислотой. Даже если бы я произвел только одни эти опыты, их было бы почти достаточно для доказательства того, что железки Drosera выделяют какой-то аналогичный пепсину фермент, который в присутствии кислоты сообщает выделению способность растворять белковые соединения.

Осколки чистого стекла были рассыпаны по большому количеству листьев, которые от этого умеренно загнулись. Эти листья были срезаны и разделены на три порции; две из них были оставлены на некоторое время в небольшом количестве дистиллированной воды, которая была затем процежена, причем получилось немного бесцветной, липкой, слегка кислой жидкости. Третья порция была тщательно вымочена в нескольких каплях глицерина, который, как хорошо известно, растворяет пепсин. Кубики белка (в $^1/_{20}$ дюйма) были затем помещены в эти три жидкости на часовых стеклышках, из которых одни были оставлены на несколько дней при температуре около 90° F (32,2° C), а другие — при температуре моей комнаты; но ни один из кубиков не растворился, и углы остались попрежнему отчетливыми. Этот факт, вероятно, указывает на то, что фермент не выделяется, пока железки не пришли в раздражение от поглощения ничтожного количества уже растворенного животного вещества. Такое заключение подтверждается тем, что мы увидим впоследствии при описании Dionaea. Д-р Гукер также нашел, что хотя жидкость внутри кувшинчиков у Nepenthes обладает необыкновенно сильной переваривающей способностью, однако, если ее удалить из кувшинчиков до их раздражения и поместить в сосуд, то она не проявляет этой способности, хотя имеет уже кислую реакцию; мы можем объяснить этот факт только предположением, что настоящий фермент не выделяется, пока не будет поглощено какое-нибудь раздражающее вещество.

В трех других случаях восемь листьев были сильно раздражены белком, смоченным слюною; затем они были срезаны и оставлены на несколько часов или на целый день в нескольких каплях глицерина. Немного этого экстракта прибавлялось к небольшим количествам соляной кислоты различной крепости (обыкновенно одна часть на

* Сакс замечает («Traité de Botanique», 1874, стр. 774), что клеточки, убитые замораживанием, слишком сильным нагреванием или химическими агентами, выпускают все свое красящее вещество в окружающую воду.

400 частей воды), и в эту смесь помещались мелкие кубики белка.* В двух из этих опытов кубики не подверглись ни малейшему изменению, но в третьем случае опыт был удачен: в сосуде, содержавшем два кубика, размеры обоих уменьшились через 3 часа; спустя 24 часа остались только полоски нерастворившегося белка. Во втором сосуде, содержавшем два крошечных неправильных кусочка белка, оба они тоже уменьшились через 3 часа, а через 24 часа вполне исчезли. Затем я прибавил в оба сосуда немного слабой соляной кислоты и поместил в них свежие кубики белка, но жидкость на них не подействовала. Этот факт станет понятным, если учесть мнение столь высокого авторитета, как Шифф, который,** как он полагает, доказал, в противоположность взгляду некоторых физиологов, что во время акта пищеварения разрушается небольшое количество пепсина. Таким образом, если мой раствор содержал, что̀ вероятно, чрезвычайно малое количество фермента, то последний пошел на растворение кубиков белка, данных в первый раз: его больше не оставалось, когда была прибавлена соляная кислота. Разрушение фермента во время процесса пищеварения или поглощение его после того, как белок превратился в пептон, послужит также объяснением, почему была успешна только одна из трех последних серий опытов.

Переваривание жареного мяса.— Кубики слегка прожаренного мяса, приблизительно в $1/_{20}$ дюйма (1,27 мм), были помещены на пять листьев, которые через 12 часов плотно загнулись. Через 48 часов я осторожно раскрыл один лист: мясо теперь имело вид крошечного, лежащего в центре шарика, отчасти переваренного и окруженного толстой оболочкой прозрачной липкой жидкости. Все вместе было осторожно снято и помещено под микроскоп. В центральной части поперечная полосатость мышечных волокон была вполне явственна; прослеживая одно и то же волокно до окружающей жидкости, интересно было наблюдать постепенное исчезновение этой полосатости. По мере исчезновения полосатость заменялась поперечными линиями, составленными из чрезвычайно мелких темных точек, которые у внешнего края можно было разглядеть только при очень большом увеличении; наконец, и эти точки пропадали. Когда я произвел эти наблюдения, я еще не читал данного Шиффом*** описания, как переваривается мясо желудочным соком, и я не понимал значения темных точек. Но объяснение этого явления содержится в нижеследующем описании; из него мы увидим также, какое тесное сходство существует между процессами переваривания при помощи желудочного сока и при помощи выделения Drosera:

«On a dit que le suc gastrique faisait perdre à la fibre musculaire ses stries transversales. Ainsi énoncée, cette proposition pourrait donner lieu à une équivoque, car ce qui se perd, ce n'est que *l'aspect* extérieur de la striature et non les éléments anatomiques qui la composent. On sait que les stries, qui donnent un aspect si caractéristique à la fibre musculaire, sont le résultat de la juxtaposition et du parallélisme des corpuscules élémentaires, placés, à distances égales, dans l'intérieur des fibrilles contiguës. Or, dès que le tissu connectif qui relie entre elles les fibrilles élémentaires vient à se gonfler et à se dissoudre, et que les fibrilles elles-mêmes se dissocient, ce parallélisme

* Для контрольного опыта кусочки белка были помещены в глицерин с соляной кислотой той же крепости; белок, как и можно было ожидать, не обнаружил ни малейшего изменения через два дня.

** «Leçons phys. de la Digestion». 1867. tome II. p. 114—126.

*** Ibid., p. 145.

est détruit et avec lui l'aspect, le phénomène optique des stries. Si, après la désagrégation des fibres, on examine au microscope les fibrilles élémentaires, on distingue encore très-nettement à leur intérieur les corpuscules, et on continue à les voir, de plus en plus pâles, jusqu'au moment où les fibrilles elles-mêmes se liquéfient et disparaissent dans le suc gastrique. Ce qui constitue la striature, à proprement parler, n'est donc pas détruit, avant la liquéfaction de la fibre charnue elle-même».[18]

В липкой жидкости, окружавшей центральный шарик непереваренного мяса, находились шарики жира и маленькие кусочки эластической соединительной ткани; ни те, ни другие совсем не были переварены. Там были также маленькие свободные параллелограмы желтоватого, чрезвычайно прозрачного вещества. Шифф, говоря о переваривании мяса желудочным соком, упоминает о таких параллелограмах:

«Le gonflement, par lequel commence la digestion de la viande, résulte de l'action du suc gastrique acide sur le tissu connectif qui se dissout d'abord, et qui, par sa liquéfaction, désagrége les fibrilles. Celles-ci se dissolvent ensuite en grande partie, mais, avant de passer à l'état liquide, elles tendent à se briser en petits fragments transversaux. Les *«sarcous éléments»* de Bowman, qui ne sont autre chose que les produits de cette division transversale des fibrilles élémentaires, peuvent être préparés et isolés à l'aide du suc gastrique, pourvu qu'on n'attend pas jusqu'à la liquéfaction complète du muscle».[19]

Спустя 72 часа после того, как пять кубиков были помещены на листья, я раскрыл четыре остальные листа. На двух не было видно ничего, кроме маленьких масс прозрачной липкой жидкости; когда же я рассмотрел эти массы при сильном увеличении, можно было различить шарики жира, кусочки эластической соединительной ткани и небольшое число параллелограмов мясного вещества, но без всякого следа поперечной полосатости. На двух других листьях были крошечные шарики лишь отчасти переваренного мяса, лежавшие в центре большого количества прозрачной жидкости.

Фибрин. — Кусочки фибрина находились в воде в продолжение четырех дней, пока производились следующие опыты, но не подверглись ни малейшему действию. Фибрин, который я употреблял сначала, был нечист и содержал в себе темные частицы: он был или нехорошо приготовлен, или впоследствии подвергся какому-нибудь изменению. Тонкие квадратные кусочки, приблизительно в $^1/_{10}$ дюйма, были помещены на несколько листьев; хотя фибрин скоро превращался в жидкость, он ни разу не растворился целиком. Затем более мелкие частицы были положены на четыре листа; к ним были прибавлены мелкие капли соляной кислоты (одна часть на 437 частей воды); это, повидимому, ускорило процесс пищеварения, ибо на одном листе все превратилось в жидкость и всосалось через 20 часов; но на трех других листьях через 48 часов осталось некоторое количество нерастворившегося вещества. Замечательно, что во всех предыдущих и последующих опытах, а также при употреблении гораздо больших кусочков фибрина, листья приходили в очень слабое раздражение; иногда приходилось прибавлять немного слюны, чтобы вызвать полное загибание. Кроме того, листья начинали снова расправляться уже через 48 часов, тогда как они оставались бы загнутыми гораздо дольше, если бы на них были помещены насекомые, мясо, хрящ, белок и т. д.

Затем я испробовал чистый белый фибрин, присланный мне д-ром Бэрдон Сандерсоном.

Опыт 1.— Две квадратные частицы, едва в $^1/_{20}$ дюйма (1,27 мм), были помещены на противоположные стороны одного и того же листа. Одна из них вызвала в окружающих щупальцах раздражение, а железки, на которых она лежала, вскоре высохли. Другая частица вызвала пригибание небольшого числа коротких соседних щупалец, более же отдаленные не обнаружили реакции. Через 24 часа обе они почти растворились, а через 72 часа растворились вполне.

Опыт 2.— Такой же опыт с тем же результатом; только один из двух кусочков фибрина привел в раздражение короткие окружающие щупальца. Этот кусочек так медленно подвергался действию, что день спустя я передвинул его на свежие железки. Через три дня после того, как он был первоначально положен на лист, он вполне растворился.

Опыт 3.— Кусочки фибрина приблизительно такой же величины, как и прежде, были помещены на пластинки двух листьев; они вызвали очень слабое загибание через 23 часа, но через 48 часов оба были хорошо обхвачены окружающими короткими щупальцами, а еще через 24 часа вполне растворились. На пластинке одного из этих листьев осталось много прозрачной кислой жидкости.

Опыт 4.— Подобные же кусочки фибрина были помещены на пластинки двух листьев; так как через 2 часа железки показались мне довольно сухими, они были обильно смочены слюною; это вскоре вызвало сильное загибание как щупалец, так и пластинок, при обильном выделении из железок. Через 18 часов фибрин вполне превратился в жидкость, но в ней все еще плавали непереваренные частицы; однако после того они исчезли менее чем через два дня.

Из этих опытов ясно, что выделение вполне растворяет чистый фибрин. Скорость растворения довольно мала, но это зависит только от того, что данное вещество недостаточно раздражает листья, причем пригибаются только непосредственно прилегающие щупальца, и количество выделения мало.

Синтонин.— Это вещество, извлекаемое из мышц, было любезно приготовлено для меня д-ром Муром. В противоположность фибрину, он действует быстро и энергично. Мелкие кусочки, положенные на пластинки трех листьев, вызвали через 8 часов сильное загибание щупалец и пластинок; но дальнейших наблюдений не было сделано. Вероятно, благодаря наличию этого вещества сырое мясо является слишком сильным возбуждающим средством, часто повреждая или даже убивая листья.[20]

Рыхлая соединительная ткань.— Мелкие кусочки этой ткани, взятой у овцы, были помещены на пластинки трех листьев; листья умеренно загнулись через 24 часа, но через 48 часов начали снова расправляться, а спустя 72 часа расправились вполне. Время отсчитывалось с того момента, когда были положены кусочки. Итак, это вещество, подобно фибрину, раздражает листья лишь на короткое время. Остаток, находившийся на листьях после полного их расправления, был рассмотрен при большом увеличении и оказался состоящим из сильно измененного вещества; но вследствие присутствия большого количества эластической ткани, которая никогда не поддается действию, этот остаток едва ли можно было назвать жидким.

Далее, из брюшной полости жабы было взято некоторое количество рыхлой соединительной ткани, в которой совершенно не было эластической ткани; кусочки среднего размера, а также очень мелкие, были положены на пять листьев. 24 часа спустя два кусочка вполне превратились в жидкость; два другие стали прозрачными, но не сделались жидкими, между тем как пятый мало поддался действию выделения. Несколько

железок на трех последних листьях были затем слегка смочены слюною, что вскоре вызвало сильное загибание и усиленное выделение; в результате, спустя еще 12 часов, только на одном листе оказался остаток непереваренной ткани. На пластинках прочих четырех листьев (из которых один получил довольно большой кусочек) ничего не осталось, кроме некоторого количества прозрачной липкой жидкости. Могу прибавить, что часть этой ткани содержала крупинки черного пигмента, которые вовсе не поддавались действию выделения. Для контрольного опыта мелкие кусочки этой ткани были оставлены в воде и на мокром мху в продолжение такого же времени; они остались белыми и непрозрачными. Из этих фактов ясно, что рыхлая соединительная ткань легко и скоро переваривается выделением, но что она не очень раздражает листья.

Хрящ. — Три кубика (в $^1/_{20}$ дюйма, или 1,27 мм) белого, прозрачного чрезвычайно упругого хряща были отрезаны от конца слегка поджаренной бедренной кости овцы. Они были положены на три листа, росшие в ноябре на жалких, маленьких растениях в моей теплице; казалось в высшей степени невероятным, чтобы такое твердое вещество переварилось при таких неблагоприятных условиях. Тем не менее, через 48 часов кубики в значительной степени растворились и превратились в крошечные шарики, окруженные прозрачной очень кислой жидкостью. Два из этих шариков вполне размягчились до самой середины, тогда как третий еще содержал очень маленькое, неправильной формы ядро из твердого хряща. Под микроскопом их поверхности представляли своеобразный вид вследствие имевшихся на них выдающихся рубчиков, показывавших, что хрящ был разъеден выделением неравномерно. Едва ли нужно говорить, что кубики того же самого хряща, пробывшие столько же времени в воде, нимало не изменились.

В более благоприятное время года на три листа были положены умеренной величины кусочки уха кошки, без кожи, заключающие в себе хрящ, рыхлую и эластическую ткани. К некоторым железкам я прикоснулся слюною, что вызвало быстрое загибание. Два листа начали расправляться через три дня, а третий — на пятый день. Затем был рассмотрен жидкий остаток, находившийся на пластинках; в одном случае он состоял из совершенно прозрачного липкого вещества; в двух других случаях он содержал немного эластической ткани и, повидимому, остатки полупереваренной рыхлой ткани.

Волокнистый хрящ (из межпозвоночных дисков хвоста овцы).— Кусочки умеренной величины и мелкие (последние около $^1/_{20}$ дюйма) были помещены на девять листьев. Некоторые из них загнулись хорошо, другие очень мало. Когда случалось последнее, я двигал кусочки по пластинкам, так что выделение хорошо смазывало их, и многие железки приходили от этого в раздражение. Все листья расправились уже через два дня, следовательно они были мало раздражены этим веществом. Кусочки не превратились в жидкость, но несомненно находились в измененном состоянии, так как набухли, стали гораздо прозрачнее и сделались так нежны, что очень легко распадались. Мой сын Френсис приготовил искусственный желудочный сок, пригодность которого была доказана тем, что он быстро растворял фибрин, и подвесил в нем кусочки волокнистого хряща. Они набухли и стали стекловидными, совершенно как те, которые находились под действием выделения Drosera, но не растворились. Этот результат очень удивил меня, так как два физиолога были того мнения, что волокнистый хрящ будет легко перевариваться в желудочном соке. Поэтому я попросил д-ра Клейна исследовать об-

разцы; он сообщил мне, что два из них, которые были подвергнуты действию искусственного желудочного сока, находились «в том состоянии переваривания, в котором мы находим соединительную ткань при обработке ее кислотою, т. е. они набухли, стали более или менее стекловидными, причем пучки волоконец сделались однородными и утратили волокнистое строение». В образцах, оставленных на листьях Drosera до расправления их, «части изменились, хотя лишь незначительно, так же как кусочки, подвергнутые действию желудочного сока, так как они стали прозрачнее, сделались стекловидными, а волокнистость пучков потеряла отчетливость». Итак, на волокнистый хрящ почти одинаково действуют как желудочный сок, так и выделение Drosera.

Кость. — Мелкие гладкие кусочки высушенной подъязычной куриной кости, смоченные слюною, были помещены на два листа, а на третий был положен подобным же образом смоченный осколочек чрезвычайно твердой поджаренной кости от бараньей котлеты. Эти листья вскоре сильно загнулись и сохраняли такое положение необыкновенно долго: один лист десять дней, а два другие по девяти. Кусочки кости все время были окружены кислым выделением. Будучи рассмотрены при слабом увеличении, они оказались совершенно размягченными, так что в них свободно проникала тупая игла; их можно было разорвать на волокна или сжать. Д-р Клейн был так любезен, что сделал разрезы обеих костей и исследовал их. По его сообщению, обе они представляли нормальный вид кости, лишенной извести, со случайно оставшимися следами солей щелочно-земельных металлов. Костные тельца со своими отростками были по большей части очень отчетливы; но в некоторых частях, особенно близ периферии подъязычной кости, их совсем не было видно. В свою очередь другие части представлялись аморфными, причем нельзя было различить даже продольной полосатости кости. Это аморфное строение, по мнению д-ра Клейна, может быть результатом или начинающегося переваривания волокнистого основного вещества, или того, что все минеральные вещества были удалены, и костные тельца таким образом стали невидимы. Твердое, хрупкое желтоватое вещество заняло место костного мозга в обломках подъязычной кости.

Так как углы и маленькие выступы волокнистого основного вещества кости нисколько не округлились и не были разъедены, два кусочка были положены на свежие листья. К следующему утру листья плотно пригнулись и остались в таком положении один шесть, а другой семь дней,— следовательно, не так долго, как в первом случае, но гораздо дольше, чем листья, загнувшиеся над неорганическими или даже над многими органическими телами. В продолжение всего этого времени выделение окрашивало лакмусовую бумажку в яркокрасный цвет, но это, может быть, зависело от присутствия кислой фосфорнокислой извести. Когда листья снова расправились, углы и выступы волокнистого основного вещества были попрежнему резки. Из этого я заключил, — как мы сейчас увидим, неправильно, — что выделение не может действовать на волокнистое основное вещество кости. Наиболее вероятно то объяснение, что вся кислота пошла на разложение еще оставшейся фосфорнокислой извести; таким образом, не осталось кислоты, которая могла бы совместно с ферментом действовать на волокнистое основное вещество.

Эмаль и дентин.— Так как выделение извлекало известь из обыкновенной кости, я решил попробовать, не подействует ли оно на эмаль и дентин, но не ожидал, чтобы оно преодолело такое твердое вещество,

как эмаль. Д-р Клейн дал мне несколько тонких поперечных разрезов клыка собаки; мелкие угловатые кусочки его были помещены на четыре листа; я осматривал их ежедневно в один и тот же час. Я думаю, что результаты заслуживают подробного изложения.

Опыт 1.— 1 мая кусочек был положен на лист: 3-го — щупальца загнулись мало, так что было прибавлено немного слюны; 6-го, так как щупальца загнулись не сильно, кусочек был перенесен на другой лист, который сначала действовал медленно, но к 9-му плотно обхватил его. 11-го этот второй лист начал снова расправляться; кусочек заметно размягчился, а по сообщению д-ра Клейна: «значительная часть эмали и бо́льшая часть дентина были лишены извести».

Опыт 2.— 1 мая кусочек был положен на лист: 2-го — щупальца загнулись довольно хорошо, при обильном выделении на пластинке, и оставались в таком положении до 7-го, когда лист расправился. Затем кусочек был перенесен на свежий лист, который на следующий день (8-го) загнулся чрезвычайно сильно и пробыл в таком положении до 11-го, когда он выпрямился. По сообщению д-ра Клейна: «значительная часть эмали и бо́льшая часть дентина были лишены извести».

Опыт 3.— 1 мая кусочек, смоченный слюною, был помещен на лист, который оставался хорошо загнутым до 5-го, когда он расправился. Эмаль совсем не размягчилась, а дентин — лишь слегка. Затем кусочек был перенесен на свежий лист, который на следующее утро (6-го) сильно загнулся и простоял так до 11-го. И эмаль, и дентин теперь несколько размягчились; по сообщению д-ра Клейна: «менее половины эмали, но бо́льшая часть дентина отдали известь».

Опыт 4.— 1 мая крошечный и тонкий кусочек дентина, смоченный слюною, был помещен на лист, который вскоре загнулся и снова расправился 5-го. Дентин сделался гибким, как тонкая бумага. Затем он был перенесен на свежий лист, который на следующее утро (6-го) сильно загнулся и снова раскрылся 10-го. Лишенный извести дентин стал теперь так нежен, что разорвался на лоскутки только от одной силы выпрямления щупалец.

Из этих опытов видно, что эмаль труднее уступает действию выделения, чем дентин, как и можно было ожидать вследствие ее крайней твердости; оба вещества поддаются действию выделения труднее обыкновенной кости. После того как процесс растворения начался, он продолжается с большею легкостью; это можно заключить из того, что те листья, на которые кусочки были перенесены, во всех четырех случаях сильно загнулись в продолжение одного дня, тогда как первый ряд листьев действовал с гораздо меньшею быстротою и энергией. Углы, или выступы, волокнистого основного вещества эмали и дентина (за исключением, может быть, № 4, за которым нельзя было хорошо проследить) нисколько не округлились; д-р Клейн замечает, что их микроскопическое строение не изменилось. Но этого и нельзя было ожидать, так как отдача извести была неполной в тех трех образцах, которые были тщательно рассмотрены.

Волокнистое основное вещество кости.— Первоначально я заключил, как уже упомянуто, что выделение не может переварить этого вещества. Поэтому я попросил д-ра Бэрдон Сандерсона испытать действие искусственного желудочного сока на кость, эмаль и дентин; он нашел, что они совершенно растворяются спустя значительное время. Д-р Клейн рассмотрел часть мелких пластинок, на которые распался кусочек черепа кошки, после того как он около недели пролежал в этой жидкости; он нашел, что к краям «основное вещество представлялось

разреженным, причем казалось, будто канальцы костных телец стали больше. Впрочем, тельца и их канальцы были очень отчетливы». Итак, при обработке кости искусственным желудочным соком полное извлечение извести предшествует растворению волокнистого основного вещества. Д-р Бэрдон Сандерсон навел меня на мысль, что неспособность Drosera переваривать волокнистое основное вещество кости, эмали и дентина может зависеть от того, что кислота потребляется при разложении щелочно-земельных солей и ее не остается для работы пищеварения. Поэтому мой сын совершенно извлек известь из овечьей кости посредством слабой соляной кислоты. Семь крошечных кусочков волокнистого основного вещества были положены на такое же число листьев; четыре кусочка были предварительно смочены слюною для ускорения загибания. Все семь листьев в течение дня загнулись, но лишь весьма умеренно. Они вскоре начали расправляться: пять на другой день, а остальные два — на третий. На всех семи листьях волокнистая ткань превратилась в совершенно прозрачные, липкие, более или менее жидкие маленькие массы. Впрочем, посредине одной из них мой сын заметил при сильном увеличении несколько телец со следами волокнистости в окружающем прозрачном веществе. Из этих фактов ясно, что листья очень мало раздражаются волокнистым основным веществом кости, но что выделение легко и быстро превращает его в жидкость, если оно вполне свободно от извести. Железки, пробывшие два-три дня в соприкосновении с липкими массами, не изменили цвета и, повидимому, поглотили мало жидкости, образовавшейся из ткани, или же она не оказала на них сильного действия.

Фосфорнокислая известь.— Так как мы видели, что щупальца первого ряда листьев оставались сомкнутыми над крошечными кусочками кости девять-десять дней, а щупальца второго ряда — шесть-семь дней над такими же кусочками, я был склонен предположить, что такое продолжительное загибание вызывается именно фосфорнокислой известью, а не каким-нибудь содержащимся в кости животным веществом. Из только что приведенных данных по меньшей мере следует, что продолжительное загибание не могло зависеть от присутствия волокнистого вещества. При опытах с эмалью и дентином (первая содержит только 4% органического вещества) щупальца двух последовательных рядов листьев оставались пригнутыми в общей сложности одиннадцать дней. Чтобы проверить, основательна ли моя уверенность в значении фосфорнокислой извести, я достал у проф. Франкленда некоторое количество ее, совершенно свободное от животного вещества и от всякой кислоты. Небольшое количество ее, смоченное водою, было помещено на пластинки двух листьев. Один из них обнаружил лишь слабую реакцию; другой оставался плотно загнутым десять дней, после чего небольшое число щупалец начало выпрямляться, а прочие были сильно повреждены или убиты. Я повторил этот опыт, но смочил фосфорнокислую известь слюною, чтобы обеспечить быстрое загибание; один лист простоял загнутым шесть дней (малое количество слюны, которое было употреблено, не оказало бы даже приблизительно такого продолжительного действия), затем погиб; другой лист обнаружил попытку расправиться на шестой день, но за девять дней не смог расправиться и тоже погиб. Хотя количество фосфорнокислой извести, данное вышеприведенным четырем листьям, было чрезвычайно мало, тем не менее во всех случаях значительная часть извести осталась нерастворенной. Большее количество, смоченное водою, было затем помещено на пластинки трех листьев; они

чрезвычайно сильно загнулись в продолжение 24 часов. Они больше не расправились: на четвертый день они казались больными, а на шестой были почти мертвы. В течение этих шести дней большие капли не очень липкой жидкости свешивались с их краев. Я ежедневно испытывал эту жидкость лакмусовой бумажкой, но она ни разу не окрасила ее; этого обстоятельства я не понимаю, так как кислая фосфорнокислая известь обладает кислой реакцией. Я предполагаю, что от действия кислоты выделения на фосфорнокислую известь, вероятно, образовалось некоторое количество кислой фосфорнокислой извести, но что все оно было поглощено и причинило вред листьям; капли же, висевшие с их краев, были ненормальным, гидропическим выделением.[21] Как бы то ни было, очевидно, что фосфорнокислая известь — чрезвычайно сильное раздражающее средство. Даже малые дозы ее более или менее ядовиты, вероятно, по той же причине, по которой мясо и другие питательные вещества, при избытке их, убивают листья. Поэтому можно, без сомнения, признать правильным заключение, что продолжительное загибание щупалец над кусочками кости, эмали и дентина вызывается присутствием извести, а не какого-нибудь содержащегося в них животного вещества.

Желатина.— Я употреблял чистую желатину в тонких пластинках, которые мне дал проф. Гофман. Для сравнения квадратные кусочки одного размера с теми, которые были положены на листья, были оставлены рядом с первыми на мокром мху. Они вскоре набухли, но сохранили углы в течение трех дней; через пять дней они представляли округленные размягченные массы, но даже на восьмой день еще можно было открыть следы желатины. Другие квадратики были погружены в воду, и хотя они сильно набухли, они шесть дней сохраняли углы. Квадратики в $^1/_{10}$ дюйма (2,54 мм), чуть смоченные водою, были помещены на два листа; два-три дня спустя на них ничего не осталось, кроме небольшого количества кислой липкой жидкости, которая в этом случае, как и в других, не обнаружила никакой склонности застывать; так что выделение должно действовать на желатину иначе, чем вода, и, повидимому, так же, как действует желудочный сок.* Четыре квадратика такой же величины, как предыдущие, были затем вымочены в воде в продолжение трех дней и помещены на большие листья; желатина превратилась в жидкость и стала кислой через два дня, но не вызвала большого загибания. Через четыре-пять дней листья начали расправляться, причем на их пластинках осталось много липкой жидкости, как будто было поглощено лишь малое количество ее. Один из этих листьев, как только расправился, поймал маленькую муху и через 24 часа был плотно загнут, показывая, насколько животное вещество, поглощенное из насекомого, деятельнее желатины. Несколько более крупных кусочков желатины, вымоченных в течение пяти дней в воде, были затем помещены на три листа, но листья загнулись сильно только на третий день, а желатина превратилась вполне в жидкость только на четвертый. В этот день один лист начал расправляться; второй — на пятый; третий — на шестой. Все эти факты доказывают, что желатина действует на Drosera далеко не энергично.

В предыдущей главе было показано, что раствор продажного рыбьего клея такой густоты, как молоко или сливки, вызывает сильное загибание; поэтому я хотел сравнить его действие с действием чистой желатины. Были сделаны растворы одной части обоих веществ в 218 частях воды; капли, величиною в полминима (0,0296 куб. см), были помещены на пла-

* Dr. Lauder Brunton, «Handbook for the Phys. Laboratory», 1873, pp. 477, 487; Schiff, «Leçons phys. de la Digestion», 1867, tome II, p. 249.

стинки восьми листьев, так что каждый лист получил $^1/_{480}$ грана, или 0,135 мг. Четыре листа с рыбьим клеем загнулись гораздо сильнее других четырех. Поэтому я заключаю, что рыбий клей содержит некоторое, хотя, может быть, очень малое, количество растворимого белкового вещества. Как только эти восемь листьев расправились, им были даны кусочки жареного мяса, и через несколько часов все они сильно загнулись, снова показывая, насколько раздражение Drosera от мяса сильнее, чем от желатины или рыбьего клея. Этот факт интересен, так как хорошо известно, что желатина сама по себе мало питательна для животных.*

Хондрин.— Д-р Мур прислал мне его в застывшем виде. Часть его была медленно высушена, маленький кусочек был помещен на один лист, а другой кусочек, гораздо больший, на второй лист. Первый превратился в жидкость в течение одного дня, больший кусок очень набух и размягчился, но превратился вполне в жидкость только на третий день. Затем был сделан опыт с невысушенным студнем, а для контрольного опыта мелкие кубики были оставлены в воде на четыре дня и сохранили углы. Кубики того же размера были помещены на два листа, и кубики побольше на два других листа. Щупальца и пластинки последних плотно пригнулись через 22 часа, но у тех двух листьев, где были меньшие кубики, они загнулись лишь в умеренной степени. За это время студень на всех четырех листьях превратился в жидкость и стал очень кислым. Железки почернели от аггрегации протоплазматического содержимого. Через 46 часов после того, как листьям был дан студень, они почти расправились, а через 70 часов вполне расправились; теперь на их пластинках осталось непоглощенным лишь небольшое количество слегка липкой жидкости.

Одна часть застывшего хондрина была растворена в 218 частях кипящей воды, и капли в полминима были даны четырем листьям, так что на каждый лист пришлось около $^1/_{480}$ грана (0,135 мг) студня и, разумеется, гораздо меньше сухого хондрина. Он действовал чрезвычайно энергично, так как уже через 3 часа 30 минут все четыре листа оказались сильно загнутыми. Три из них начали расправляться через 24 часа, а через 48 часов вполне открылись, но четвертый расправился лишь отчасти. Весь хондрин, превратившийся в жидкость, был к тому времени поглощен. Из этого следует, что раствор хондрина действует, повидимому, гораздо быстрее и энергичнее, чем чистая желатина или рыбий клей; но весьма авторитетные лица уверяют меня, что крайне трудно или невозможно узнать, чист ли хондрин; если же он содержал какое-нибудь белковое соединение, то оно могло вызвать вышеуказанные явления. Тем не менее я считаю, что эти факты стоило привести, так как питательность желатины возбуждает много сомнений, а д-ру Лоудеру Брэнтону неизвестны какие-либо опыты над животными по вопросу о сравнительных достоинствах желатины и хондрина.

Молоко.— Мы видели в предыдущей главе, что молоко чрезвычайно сильно действует на листья, но мне неизвестно, зависит ли это от содержащихся в нем казеина или альбумина. Довольно большие капли молока вызывают такое количество выделения (весьма кислого), что оно каплет с листьев; это характерно и для казеина, приготовленного химическим путем. Мелкие капли молока, помещенные на листья, свертываются приблизительно через десять минут. Шифф отрицает,** что свер-

* В «Medical Record», январь 1873, стр. 36, д-р Лоудер Брэнтон излагает взгляд Вио на косвенную роль желатины в питании.

** «Leçons» etc., tome II, p. 151.

тывание молока желудочным соком зависит исключительно от присутствия в нем кислоты и приписывает свертывание отчасти пепсину; представляется сомнительным, может ли у Drosera свертывание целиком зависеть от кислоты, так как выделение обыкновенно не окрашивает лакмусовой бумажки, пока щупальца хорошо не пригнутся, тогда как свертывание начинается, как мы видели, приблизительно через десять минут. Крошечные капли снятого молока были помещены на пластинки пяти листьев; бо́льшая часть свернувшегося вещества, или творога, растворилась через 6 часов, а еще полнее — через 8 часов. Эти листья расправились два дня спустя, а липкая жидкость, оставшаяся на их пластинках, была затем тщательно соскоблена и исследована. С первого взгляда казалось, будто не весь казеин растворился, так как осталось немного вещества, которое представлялось беловатым при отраженном свете. Но при большом увеличении и при сравнении с крошечной каплей снятого молока, свернувшегося от уксусной кислоты, оказалось, что это вещество состоит исключительно из масляных шариков, образовавших более или менее плотное скопление, без всякого следа казеина. Не будучи хорошо знаком с микроскопическим строением молока, я попросил д-ра Лоудера Брэнтона исследовать препараты; он испытал действие эфира на шарики и нашел, что они растворяются. Итак, мы можем заключить, что выделение быстро растворяет казеин в той форме, в какой он существует в молоке.

Химически приготовленный казеин. — Это вещество, нерастворимое в воде, по мнению многих химиков отличается от казеина свежего молока. Я получил некоторое количество его, состоявшее из твердых шариков, у м-ров Гопкинса и Уильямса и произвел с ним много опытов. Мелкие частицы и порошок, как в сухом виде, так и смоченные водою, вызывали загибание листьев, на которые их клали, очень медленно, обыкновенно не ранее как по прошествии двух дней. Другие частицы, смоченные слабой соляной кислотой (одна часть на 437 частей воды), оказывали действие в течение одного дня; так же действовал казеин, свежеприготовленный для меня д-ром Муром. Щупальца оставались пригнутыми обыкновенно от семи до девяти дней; в продолжение всего этого времени выделение было очень кислым. Даже на одиннадцатый день некоторое количество выделения, оставшееся на пластинке вполне расправившегося листа, было очень кислым. Кислота, повидимому, начинает выделяться скоро, так как в одном случае выделение из железок пластинки, на которые было насыпано немного казеина в порошке, окрашивало лакмусовую бумажку раньше, чем загнулось хотя бы одно из внешних щупалец.

Кубики твердого казеина, смоченные водою, были положены на два листа; через три дня у одного кубика углы немного округлились, а через семь дней оба они превратились в округлые размягченные массы, лежавшие посреди обильного липкого и кислого выделения; но из этого факта не следует заключать, что углы растворились, так как кубики, погруженные в воду, подверглись подобному же действию. Через девять дней эти листья начали расправляться, но в этом и других случаях казалось, насколько можно было судить простым глазом, что если казеин и уменьшился в объеме, то не намного. По Гоппе-Зейлеру и Любавину,* казеин состоит из белкового вещества в соединении с небелковым, и поглощение очень малого количества первого из них приводит листья в состояние раздражения, не уменьшая, однако, объема казеина заметным образом.

* Dr. Lauder Brunton. «Handbook for phys. lab.», p. 529.

Шифф утверждает,* — и этот факт для нас важен,— что «la caséine purifiée des chimistes est un corps presque complètement inattaquable par le suc gastrique» [«очищенный казеин химиков — вещество, почти совершенно не поддающееся действию желудочного сока»]. Итак, здесь мы имеем новую черту сходства между выделением Drosera и желудочным соком, так как оба они действуют столь различно на свежий казеин молока и на казеин, приготовленный химическим путем.[22]

Было сделано несколько опытов с сыром: кубики в $^1/_{20}$ дюйма (1,27 мм) были помещены на четыре листа, которые спустя один-два дня хорошо загнулись, причем их железки изливали обильное кислое выделение. Через пять дней они начали расправляться, но один из них погиб, и некоторые железки на других листьях были повреждены. Насколько было видно простым глазом, размягченные и осевшие комочки сыра, оставшиеся на пластинках, очень мало или вовсе не уменьшились в объеме. Однако по времени, в продолжение которого щупальца оставались пригнутыми, по изменившемуся цвету некоторых железок и по повреждению других мы можем заключить, что из сыра было поглощено [какое-то] вещество.

Легумин.— Я не достал этого вещества в чистом виде, но едва ли можно сомневаться в том, что оно было бы легко переварено, судя по очень сильному действию капель отвара зеленого гороха, которое описано в предыдущей главе. Тонкие ломтики высушенного гороха, вымоченные предварительно в воде, были положены на два листа; эти листья несколько загнулись в течение одного часа и очень сильно через 21 час. Они расправились через три-четыре дня. Ломтики не превратились в жидкость, так как стенки клеток, состоящие из клетчатки, совершенно не поддаются действию выделения.

Пыльца.— Немного свежей пыльцы обыкновенного гороха было помещено на пластинки пяти листьев, которые вскоре плотно загнулись и простояли так два-три дня.

Затем зерна были сняты, рассмотрены под микроскопом и оказались обесцвеченными, причем шарики масла образовали замечательные скопления. У многих содержимое очень съежилось, а некоторые зерна были почти пусты. Лишь в немногих случаях выступили пыльцевые трубки. Не могло быть сомнения, что выделение проникло сквозь внешние оболочки зерен и отчасти переварило их содержимое. То же самое должен делать желудочный сок насекомых, которые питаются пыльцой, не разжевывая ее.** В природных условиях Drosera наверно извлекает некоторую пользу из этой способности переваривать пыльцу, так как бесчисленные зерна с осок, злаков, щавеля, ели и других опыляемых ветром растений, которые обыкновенно растут в той же местности, должны неизбежно приставать к липкому выделению, окружающему многочисленные железки.

Клейковина.— Это вещество состоит из двух белковых тел: одного — растворимого, а другого—нерастворимого в алкоголе.*** Оно было приготовлено простым промыванием пшеничной муки в воде. Был сделан предварительный опыт с довольно большими кусочками, положенными на два листа; через 21 час листья плотно загнулись и простояли так четыре дня, после чего один оказался убитым, а у другого железки силь-

* «Leçons», etc., tome II, p. 153.

** М-р Беннет нашел непереваренные оболочки зерен в кишечном канале у Diptera, поедающих пыльцу; см. «Journal of Hort. Soc. of London», vol. IV, 1874, p. 158.

*** Watts' «Dict. of Chemistry», vol. II, 1872, p. 873.

но почернели; но далее за ним не наблюдали. Кусочки поменьше были помещены на два листа; через два дня они загнулись лишь слегка, но впоследствии гораздо сильнее. Их выделение не было таким резко кислым, как у листьев, раздраженных казеином. Кусочки клейковины, пролежавшие три дня на листьях, были прозрачнее других кусочков, пролежавших столько же времени в воде. Через семь дней оба листа расправились, но клейковина, повидимому, почти не уменьшилась в объеме. Железки, пришедшие в соприкосновение с нею, были очень черные. Затем был сделан опыт над двумя листьями с еще меньшими кусочками полусгнившей клейковины; они хорошо загнулись через 24 часа и вполне сомкнулись через четыре дня, причем прикасавшиеся к клейковине железки очень почернели. Через пять дней один лист начал расправляться, а восемь дней спустя оба они вполне расправились, причем немного клейковины еще оставалось на их пластинках. Затем был сделан опыт с четырьмя осколочками высушенной клейковины, только окунутыми в воду; они подействовали несколько иначе, чем свежая клейковина. Один лист почти совсем расправился через три дня, остальные три листа — через четыре дня. Осколочки очень размягчились, почти превратились в жидкость, но далеко не растворились целиком. Железки, пришедшие в соприкосновение с ними, вместо того, чтобы сильно почернеть, очень побледнели, и многие из них были, очевидно, убиты.

Ни в одном из этих десяти случаев вся клейковина не растворилась даже тогда, когда были даны очень мелкие кусочки. Поэтому я попросил д-ра Бэрдон Сандерсона испытать клейковину в искусственно приготовленной переваривающей жидкости, состоящей из пепсина с соляной кислотой; в этой жидкости вся клейковина растворилась. Однако клейковина поддавалась действию гораздо медленнее, чем фибрин; количество клейковины, растворившейся за четыре часа, относилось к количеству фибрина, как 40,8 к 100. Клейковина была также испытана в двух других переваривающих жидкостях, где соляная кислота была заменена пропионовой и масляной; эти жидкости вполне растворили клейковину при обыкновенной комнатной температуре. Итак, здесь, наконец, мы имеем случай, в котором, повидимому, обнаруживается существенное различие в переваривающей способности выделения Drosera и желудочного сока; при этом различие ограничивается ферментом, ибо, как мы только что видели, пепсин в сочетании с кислотами уксусного ряда отлично действует на клейковину. Объяснение, как я полагаю, заключается просто в том, что клейковина является слишком сильным раздражающим средством (подобно сырому мясу или фосфорнокислой извести, или даже очень большому куску белка) и что она повреждает или убивает железки прежде, чем они успеют дать достаточное количество соответствующего выделения. Продолжительность срока, в течение которого щупальца остаются пригнутыми, и значительное изменение цвета железок ясно доказывают, что часть вещества из клейковины поглощается.

По указанию д-ра Сандерсона, немного клейковины было оставлено на 15 часов в слабой соляной кислоте (0,02%) для удаления крахмала. Она сделалась бесцветной, более прозрачной и набухла. Маленькие частицы были промыты и помещены на пять листьев, которые вскоре плотно загнулись, но, к моему удивлению, вполне расправились через 48 часов. На двух листьях остались только следы клейковины, а на остальных трех не было и следов. Липкое и кислое выделение, оставшееся на пластинках трех последних листьев, было соскоблено, и мой сын

рассмотрел его при большом увеличении; но ничего не было видно, кроме небольшого количества грязи и довольно многочисленных крахмальных зерен, которые не были растворены соляной кислотой. Некоторые железки были довольно бледны. Таким образом, мы узнаем, что клейковина, обработанная слабой соляной кислотой, — не такое сильное и не так продолжительно действующее раздражающее средство, как свежая клейковина, и что она не очень повреждает железки; кроме того, мы узнаем, что она может быть быстро и вполне переварена выделением.

Глобулин, или кристаллин.— Это вещество было любезно приготовлено для меня из глазного хрусталика д-ром Муром и состояло из твердых, бесцветных, прозрачных обломков. Относительно глобулина указывается,* что он должен «набухать в воде и растворяться, большей частью образуя гуммиобразную жидкость», но этого не произошло с вышеупомянутыми кусочками, хотя они пробыли в воде четыре дня. Частицы, из которых одни были смочены водою, другие — слабой соляной кислотой, третьи вымочены в воде в течение одного-двух дней, были помещены на девятнадцать листьев. Большинство этих листьев, особенно те, на которых лежали долго вымачивавшиеся частицы, через несколько часов сильно загнулись. Большее число их расправилось три-четыре дня спустя, но три листа оставались загнутыми сверх того еще один, два и три дня. Итак, наверно, было поглощено какое-нибудь раздражающее вещество; но обломки хотя и размягчились, пожалуй, больше тех, которые пробыли столько же времени в воде, однако края их попрежнему оставались острыми. Так как глобулин — вещество белковое, то я был удивлен этим результатом; ввиду того, что моей целью было сравнение действия выделения с действием желудочного сока, я попросил д-ра Бэрдон Сандерсона испробовать употребляемый мною глобулин. По его сообщению, глобулин «был обработан жидкостью, содержавшей 0,2% соляной кислоты и около 1% глицериновой вытяжки, из желудка собаки. Затем было установлено, что эта жидкость способна переварить в 1 час невареный фибрин [в количестве, равном] 1,31 ее собственного веса, тогда как в течение часа растворилось только 0,141 вышеупомянутого глобулина. В обоих случаях жидкостью был обработан избыток вещества, подлежавшего перевариванию». ** Таким образом, мы видим, что за одно и то же время растворилось по весу менее одной девятой глобулина, сравнительно с фибрином; принимая во внимание, что пепсин с кислотами уксусного ряда обладает способностью переваривания втрое меньшей, чем пепсин с соляной кислотой, не удивительно, что обломки глобулина не были разъедены или округлены выделением Drosera, хотя из них наверно было извлечено и поглощено железками некоторое количество растворимого вещества.

Гематин.— Мне дали несколько темнокрасных зернышек,' приготовленных из крови вола; д-р Сандерсон нашел, что они нерастворимы в воде, кислотах и алкоголе и потому, вероятно, представляют собой гематин в соединении с другими телами, входящими в состав крови. Частицы вместе с маленькими каплями воды были помещены на четыре листа; три листа сомкнулись через два дня довольно плотно, а четвертый — лишь умеренно. На третий день железки, прикасавшиеся к гематину, почернели, и некоторые щупальца казались поврежденными. Пять дней спустя два листа погибли, а третий погибал; четвертый начал расправляться, но многие из его железок почернели и были повреждены. Из этого ясно, что было поглощено веще-

* W a t t s' «Dict. of Chemistry», vol. II, p. 874.

** Могу прибавить, что д-р Сандерсон приготовил свежий глобулин по методу Шмидта и что 0,865 его растворилось за то же время, т. е. в один час; таким образом, он был гораздо более растворим, чем тот, который я употреблял, хотя менее, чем фибрин, которого, как мы видели, растворилось 1,31. Я жалею, что мои опыты на Drosera не были сделаны с глобулином, приготовленным по этому методу.

ство, которое либо было прямо ядовито, либо обладало слишком сильными раздражающими свойствами. Частицы размягчились гораздо больше тех, которые пробыли столько же времени в воде, но, судя по виду, очень мало уменьшились в объеме. Д-р Сандерсон испытал это вещество в искусственной переваривающей жидкости, как описано по поводу глобулина, и нашел, что в час растворилось только 0,456 гематина против 1,31 фибрина; но растворение выделением даже меньшего количества объяснило бы действие гематина на Drosera. Остаток, первоначально образовавшийся в искусственной переваривающей жидкости, ничего более не отдал в нее в продолжение нескольких последующих дней.

Вещества, которые не перевариваются выделением

Все упомянутые до сих пор вещества вызывают продолжительное загибание щупалец и либо вполне, либо, по крайней мере, отчасти перевариваются выделением. Но есть много других веществ, в том числе некоторые, содержащие азот, которые совсем не поддаются действию выделения и вызывают не более продолжительное загибание, чем неорганические и нерастворимые предметы. Такими нераздражающими и неперевариваемыми веществами, по моим наблюдениям, являются эпидермальные образования (например, кусочки человеческих ногтей, шарики из волос, стержни перьев), эластическая соединительная ткань, муцин, пепсин, мочевина, хитин, хлорофилл, клетчатка, гремучая вата, жир, масло и крахмал.

Сюда же можно отнести растворы сахара и гумми, разбавленный алкоголь и растительные настои, не содержащие белка, ибо ни одно из этих веществ, как показано в предыдущей главе, не вызывает загибания. Дополнительным и важным доказательством того, что фермент Drosera близко сходен или тождествен с пепсином, служит тот замечательный факт, что ни одно из этих веществ, насколько известно, не переваривается желудочным соком животных, хотя некоторые из них поддаются действию других выделений кишечного канала. О некоторых из перечисленных выше веществ достаточно сказать, что с ними несколько раз были произведены опыты над листьями Drosera и что они нисколько не поддавались действию выделения. Что касается других веществ, будет полезно привести мои опыты.

Волокнистая соединительная ткань.— Мы уже видели, что когда на листья клались маленькие кубики мяса и т. д., то мускулы, рыхлая соединительная ткань и хрящ растворялись вполне, но эластическая соединительная ткань, даже в форме тончайших нитей, не обнаруживала никаких признаков растворения. С другой стороны, хорошо известно, что эта ткань не переваривается в желудочном соке животных.*

Муцин.— Так как это вещество содержит около 7% азота, я ожидал, что оно приведет листья в сильное раздражение и будет переварено выделением, но я ошибся. По тем сведениям, которые имеются в сочинениях по химии, представляется крайне сомнительным, чтобы можно было приготовить муцин в чистом виде. Тот, который я употреблял (приготовленный д-ром Муром), был сух и тверд. Частицы, смоченные водою, были помещены на четыре листа, но через два дня наблюдались только следы пригибания у непосредственно примыкающих щупалец. Затем эти листья были испытаны кусочками мяса, и все четыре вскоре сильно загнулись. Потом

* См., например, Шифф, «Phys. de la Digestion», 1867, т. II, стр. 38.

часть высушенного муцина вымачивалась в воде в продолжение двух дней, и маленькие кубики надлежащего размера были помещены на три листа. Четыре дня спустя щупальца, сидящие по краям пластинки, немного пригнулись, скопившееся на пластинке выделение было кислым, но внешние щупальца не обнаружили реакции. Один лист начал расправляться на четвертый день, а все они вполне расправились на шестой. Железки, бывшие в соприкосновении с муцином, немного потемнели. Итак, мы можем заключить, что было поглощено небольшое количество какой-то слегка раздражающей примеси. То, что употребляемый мною муцин действительно содержал растворимое вещество, было доказано д-ром Сандерсоном, который при обработке его искусственным желудочным соком нашел, что в течение одного часа часть его растворилась, но лишь в отношении 23 : 100, сравнительно с растворимостью фибрина за то же время. Кубики, хотя, может быть, и стали несколько мягче тех, которые пробыли столько же времени в воде, однако углы сохранили свою прежнюю остроту. Из этого мы можем заключить, что самый муцин не растворился или не переварился. Он не переваривается также желудочным соком живых животных, и, по Шиффу,* слой этого самого вещества предохраняет стенки желудка от разъедания во время пищеварения.

Пепсин.— Моих опытов почти не стоит приводить, так как едва ли возможно приготовить пепсин, свободный от других белковых веществ; но мне было любопытно определить, насколько возможно, будет ли фермент выделения Drosera действовать на фермент желудочного сока животных. Сначала я употреблял обыкновенный пепсин, продаваемый с медицинскими целями, а впоследствии — пепсин гораздо более чистый, приготовленный для меня д-ром Муром. Пять листьев, которым было дано значительное количество первого пепсина, оставались загнутыми пять дней; затем четыре из них погибли, повидимому, от слишком сильного раздражения. Затем я произвел опыт с пепсином д-ра Мура, сделав из него и воды тесто и положив на пластинки пяти листьев такие малые частицы, что все они быстро растворились бы, если бы то было мясо или белок. Листья вскоре загнулись, два из них начали расправляться всего через 20 часов, а остальные три почти вполне расправились через 44 часа. Некоторые из железок, бывших в соприкосновении с частицами пепсина или с окружавшим их кислым выделением, были необычайно бледны, тогда как другие имели необычайно темную окраску. Часть выделения была соскоблена и рассмотрена при большом увеличении; выделение изобиловало крупинками, которые нельзя было отличить от крупинок пепсина, пролежавшего в воде столько же времени. Отсюда мы можем вывести весьма вероятное заключение (припоминая, какие малые количества были даны), что фермент Drosera не действует на пепсин и не переваривает его, но поглощает из него какую-то белковую примесь, которая вызывает загибание и которая в большом количестве чрезвычайно вредна. По моей просьбе д-р Лоудер Брэнтон попытался определить, будет ли пепсин с соляной кислотой переваривать пепсин; насколько он мог решить, пепсин подобным свойством не обладает. Итак, желудочный сок, повидимому, сходен в этом отношении с выделением Drosera.

Мочевина.— Мне представлялось интересным определить, будет ли этот отброс живого тела, содержащий много азота, поглощаться железками Drosera и вызывать загибание, подобно многим другим жидкостям и веществам животного происхождения. На пластинки четырех листьев были помещены капли раствора мочевины, одна часть на 437 частей воды, величиною в половину минима, т. е. каждая капля содержала количество, которое я обычно употреблял, именно $^1/_{960}$ грана, или 0,0674 мг, но они не оказали на листья почти никакого действия. Затем листья были испытаны кусочками мяса и вскоре плотно загнулись. Я повторил тот же опыт над четырьмя листьями со свежей мочевиной, приготовленной д-ром Муром; через два дня заги-

* «Leçons phys. de la Digestion», 1867, tome II, p. 304.

бания не было; тогда я дал им вторичную дозу, но загибание все-таки не наступило. Затем эти листья были испытаны такими же по величине каплями настоя сырого мяса; через 6 часов произошло значительное загибание, которое стало очень сильным через 24 часа. Но, повидимому, мочевина была не совсем чистой, ибо, когда два листа были погружены в 2 драхмы (7,1 куб. см) раствора, так что все железки, а не только железки на пластинке, получили возможность поглотить хотя бы весьма малое количество примеси, находившейся в растворе, через 24 часа наступило значительное загибание, несомненно большее, чем произошло бы от такого же погружения в чистую воду. Что мочевина, бывшая не вполне белой, могла содержать некоторое количество белкового вещества или какой-нибудь аммиачной соли, достаточное для вышеуказанного действия, далеко не удивительно, ибо, как мы увидим в следующей главе, чрезвычайно малые дозы аммиака оказывают очень сильное действие. Итак, мы можем заключить, что мочевина сама по себе не производит раздражения и не питательна для Drosera; вместе с тем, она не становится питательной от действия выделения; иначе все листья, имевшие капли на пластинках, обязательно хорошо загнулись бы. Д-р Лоудер Брэнтон сообщил мне, что, судя по опытам, сделанным по моей просьбе в госпитале св. Варфоломея, искусственный желудочный сок, то-есть пепсин с соляной кислотой, не действует на мочевину.

Хитин.— Хитиновые оболочки насекомых, естественным образом пойманных листьями, нисколько не представляются разъеденными. Маленькие квадратные кусочки нежного крыла и надкрылья Staphylinus были помещены на несколько листьев; после расправления последних кусочки были тщательно осмотрены. Углы их были попрежнему остры, и они по виду не отличались от другого крыла и надкрылья того же самого насекомого, оставленных в воде. Однако надкрылье, очевидно, отдало какое-то питательное вещество, потому что лист пробыл сомкнутым над ним четыре дня, тогда как листья с кусочками настоящего крыла расправились на второй день. Рассматривая извержения насекомоядных животных, легко убедиться, что их желудочный сок совершенно не растворяет хитина.

Клетчатка.— Я не достал этого вещества в очищенном виде, но сделал опыты с угловатыми кусочками сухого дерева, пробки, торфяного мха и льняной и бумажной нитки. Ни одно из этих тел нисколько не поддалось действию выделения, и все они вызвали лишь слабое загибание, какое вызывают все неорганические предметы. Гремучая вата, состоящая из клетчатки, в которой водород замещен азотом,[23] была испытана с тем же результатом. Мы видели, что отвар капустных листьев вызывает очень сильное загибание. Поэтому я положил на шесть листьев Drosera два маленьких квадратных кусочка, вырезанных из пластинки капустного листа, и четыре кубика, вырезанных из средней жилки. Листья хорошо загнулись через 12 часов и пробыли в таком положении от двух до четырех дней, причем кусочки капусты все время были залиты кислым выделением. Это показывает, что было поглощено какое-то раздражающее вещество, о котором сейчас будет речь; но углы квадратиков и кубиков остались попрежнему отчетливыми, доказывая, что основа состоящая из клетчатки, не поддалась действию выделения. Были испытаны мелкие квадратные кусочки листьев шпината с тем же результатом: железки изливали умеренное количество кислого выделения, а щупальца оставались загнутыми три дня. Мы видели также, что нежные оболочки пыльцевых зерен не растворяются в выделении. Хорошо известно, что желудочный сок животных не действует на клетчатку.

Хлорофилл.— Были сделаны опыты с этим веществом, так как оно содержит азот. Д-р Мур прислал мне его сохраненным в алкоголе; оно было высушено, но скоро расплылось. Частицы его были помещены на четыре листа; через 3 часа выделение было кислым; через 8 часов произошло заметное загибание, которое 24 часа спустя сделалось еще более отчетливым. Через четыре дня два листа начали рас-

крываться, а два других в это время уже почти расправились. Итак, ясно, что этот хлорофилл содержал вещество, в умеренной степени раздражавшее листья, но на-глаз он мало или совсем не растворился; следовательно, в чистом состоянии хлорофилл, вероятно, не поддался бы действию выделения. Д-р Сандерсон испытал тот хлорофилл, который я употреблял, а также свежеприготовленный, искусственным желудочным соком и нашел, что хлорофилл не переваривается. Д-р Лоудер Брэнтон испытал также хлорофилл, который был приготовлен по способу, указанному в Британской фармакопее, и подвергал его в продолжение пяти дней, при температуре 37° C, действию желудочного сока, но хлорофилл не уменьшился в объеме, хотя жидкость приобрела буроватый цвет. Была также сделана проба с глицериновым экстрактом панкреатической железы, давшая отрицательный результат. Повидимому, хлорофилл не поддается также действию кишечных выделений у различных животных, судя по цвету их экскрементов.

Из этих фактов не следует заключать, что зерна хлорофилла в том виде, в каком они существуют в живых растениях, не могут поддаваться действию выделения; эти зерна состоят из протоплазмы, только окрашенной хлорофиллом. Мой сын Френсис поместил на лист Drosera тонкий ломтик листа шпината, смоченный слюною, а другие ломтики — на влажную вату, причем все они находились при одинаковой температуре. Через 19 часов ломтик на листе Drosera был облит обильным выделением из пригнувшихся щупалец; затем я рассмотрел его под микроскопом. Неповрежденных зерен хлорофилла нельзя было найти; одни из них сморщились, приобрели желтовато-зеленый цвет, и скопились в середине клеток; другие распались и образовали желтоватую массу, тоже в середине клеток. С другой стороны, в ломтиках, окруженных влажной ватой, зерна хлорофилла оставались попрежнему зелеными и цельными. Мой сын положил также несколько ломтиков в искусственный желудочный сок, и они испытали приблизительно такое же действие, какое оказывает выделение. Мы видели, что кусочки свежих капустных и шпинатных листьев вызывают пригибание щупалец и обильное истечение кислого выделения из железок; едва ли можно сомневаться в том, что листья раздражает именно протоплазма, образующая зерна хлорофилла, а также та, которая выстилает стенки клеток.

Жир и масло.— У кубиков почти чистого неваренного жира, помещенных на несколько листьев, углы нисколько не округлились. Мы видели также, что шарики масла, находящиеся в молоке, не перевариваются. Капли оливкового масла, помещенные на пластинки листьев, также не вызывают пригибания; но от погружения в оливковое масло листья сильно загибаются; впрочем, к этому предмету мне придется вернуться. Маслянистые вещества не перевариваются желудочным соком животных.

Крахмал.— Довольно большие куски сухого крахмала вызвали очень явственное изгибание, и листья расправились не ранее четвертого дня, но я не сомневаюсь, что это зависело от продолжительного раздражения железок, так как крахмал все время всасывал выделение. Размеры частиц нисколько не уменьшились; притом мы знаем, что листья, погруженные в крахмальную эмульсию, не испытывают никакого действия. Едва ли нужно говорить, что крахмал не переваривается желудочным соком животных.

Действие выделения на живые семена

Здесь можно привести результаты нескольких опытов над живыми семенами выбранными наудачу, хотя эти опыты имеют лишь косвенное отношение к нашему настоящему предмету — пищеварению.

Семь прошлогодних капустных семян были помещены на такое же число листьев. Некоторые листья загнулись умеренно, но большая часть — лишь слегка: большин-

ство их расправилось на третий день. Впрочем, один остался сомкнутым до четвертого дня, а другой — до пятого. Следовательно, эти листья были раздражены семенами несколько более, чем неорганическими предметами того же размера. После расправления листьев семена были помещены при благоприятных условиях на сырой песок; другие семена из той же партии были одновременно испытаны тем же способом и, как оказалось, проросли хорошо. Из семи семян, подвергнутых действию выделения, проросли только три: один из трех сеянцев вскоре погиб, так как кончик его корешка был попорчен с самого начала, а края его семядолей были темнобурого цвета; таким образом, в итоге погибло пять семян из семи.

Семена редиса (*Raphanus sativus*) предыдущего года были помещены на три листа, которые умеренно загнулись и снова расправились на третий или четвертый день. Два из этих семян были перенесены на сырой песок; только одно проросло, и то очень медленно. У этого сеянца был чрезвычайно короткий, кривой, больной корешок, лишенный всасывающих волосков; семядоли были усеяны странными пурпурными крапинками, причем края семядолей почернели и отчасти завяли.

Семена кресса (*Lepidium sativum*) предыдущего года были помещены на четыре листа; к следующему утру два из них загнулись умеренно и два сильно: они простояли так четыре, пять, даже шесть дней. Вскоре после того, как эти семена были помещены на листья и стали влажными, они выделили, как обычно, слой вязкой слизи; чтобы убедиться, не это ли вещество, поглощаясь железками, вызывает такое сильное загибание, я положил два семени в воду и соскоблил слизь, сколько было возможно. Затем они были помещены на листья, которые очень сильно загнулись через 3 часа и были еще плотно загнуты на третий день; таким образом, очевидно, не слизь вызывала столь сильное загибание, напротив, она до некоторой степени служила семенам защитой. Два из шести семян проросли, еще лежа на листьях, но сеянцы, после перенесения их на сырой песок, вскоре погибли; из остальных четырех семян проросло только одно.

Два семени горчицы (*Sinapis nigra*), два сельдерея (*Apium graveolens*) — и те и другие прошлогодние, два хорошо вымоченных семени тмина (*Carum carui*) и два семени пшеницы вызвали в листьях не больше раздражения, чем то, которое часто причиняют неорганические предметы. Пять едва ли вполне зрелых семян лютика (Ranunculus) и два свежих семени *Anemone nemorosa* вызвали действие лишь немногим большее. С другой стороны, четыре семени *Carex silvatica*, может быть, не совсем спелые, вызвали очень сильное загибание листьев, на которые они были положены: листья начали расправляться только на третий день, а один оставался сомкнутым семь дней.

Из этих немногих фактов следует, что различные виды семян раздражают листья в весьма неодинаковой степени; зависит ли это единственно от свойства их оболочек, неясно. В опыте с семенами кресса частичное удаление слоя слизи ускорило пригибание щупалец. Ясно, что всякий раз, когда листья остаются загнутыми над семенами несколько дней, они поглощают из семян какое-то вещество. То, что выделение проникает в их оболочки, видно также из относительно большого числа семян капусты, редиса и кресса, которые были убиты, и из того, что несколько сеянцев было сильно повреждено. Однако это повреждение семян и сеянцев может зависеть единственно от кислоты выделения, а вовсе не от процесса пищеварения, ибо м-р Трегерн Моггридж показал, что очень слабые кислоты уксусного ряда крайне вредны для семян. Мне ни разу не пришла мысль проследить, часто ли заносятся семена на липкие листья растений, находящихся в природных условиях, но это, наверно, должно иногда случаться, как мы впоследствии увидим по отношению к Pinguicula. Если это так, то Drosera должна извлекать некоторую пользу, поглощая вещество из таких семян.

Краткий обзор и заключительные замечания относительно пищеварительной способности Drosera

Когда железки на пластинке находятся в возбужденном состоянии вследствие поглощения азотистого вещества или механического раздражения, их выделение увеличивается количественно и становится кислым. Они сообщают также какое-то раздражение железкам внешних щупалец, заставляя их давать более обильное выделение. У животных, согласно Шиффу,* механическое раздражение возбуждает железы желудка, заставляя их выделять кислоту, но не пепсин. Я имею все основания полагать (впрочем, этот факт не вполне установлен), что хотя железки Drosera постоянно выделяют липкую жидкость для замены той, которая теряется через испарение, однако они не выделяют нужного для пищеварения фермента, будучи раздражены механически; они выделяют его только после поглощения некоторого вещества, вероятно азотистого. Что дело происходит именно так, я заключаю из того, что выделение с большого числа листьев, которые были раздражены кусочками стекла, положенными на их пластинки, не переваривало белка, а еще более — по аналогии с Dionaea и Nepenthes. Подобным же образом железы желудка у животных выделяют пепсин, по утверждению Шиффа, лишь после того, как они поглотили некоторые растворимые вещества, которые он называет пептогенами.[24] Итак, здесь мы видим замечательный параллелизм между железками Drosera и железами желудка по отношению к выделению свойственных им кислоты и фермента.

Выделение, как мы видели, вполне растворяет белок, мышцы, фибрин, рыхлую соединительную ткань, хрящ, волокнистое основное вещество кости, желатину, хондрин, казеин в том виде, в каком он находится в молоке, и клейковину, обработанную слабой соляной кислотой. Судя по силе и быстроте раздражения листьев от синтонина и легумина, едва ли можно сомневаться в том, что оба они растворяются выделением. Выделение не могло переварить свежей клейковины, вероятно, потому, что она повреждала железки, хотя часть ее была поглощена. Сырое мясо, кроме очень мелких кусочков, большие куски белка и т. д. также повреждают листья, которые, повидимому, страдают, подобно животным, от излишества. Не знаю, существует ли эта аналогия в действительности, но следует отметить, что отвар капустных листьев гораздо больше раздражает Drosera и, вероятно, гораздо питательнее для нее, чем настой, сделанный в теплой воде, и вареная капуста гораздо питательнее, по крайней мере, для человека, чем ее сырые листья. Наиболее поразительный из всех фактов, хотя в сущности не более замечательный, чем многие другие, это переваривание такого твердого и упругого вещества, как хрящ. Представляется удивительным растворение чистой фосфорнокислой извести, кости, дентина и, особенно, эмали; но оно объясняется просто продолжительным выделением кислоты, а эта последняя выделяется при таких обстоятельствах дольше, чем при всяких других. Интересно было наблюдать, что пока кислота шла на растворение фосфорнокислой извести, настоящего пищеварения не происходило; но как только кость вполне освобождалась от извести, основное волокнистое вещество уступало действию выделения и превращалось в жидкость с величайшею легкостью. Двенадцать перечисленных выше веществ, которые вполне растворяются выделением, растворяются также и в желу-

* «Phys. de la Digestion», 1867, tome II, pp. 188, 245.

дочном соке высших животных, и в обоих случаях эти вещества испытывают одинаковое действие, что доказывается округлением углов у белка, особенно же тем, как исчезает поперечная полосатость у мышечных волокон.

Как выделение Drosera, так и желудочный сок были способны растворить некоторую составную часть или примесь, оказавшуюся в употребленных мною глобулине и гематине. Выделение растворило также часть химически приготовленного казеина, который, как полагают, состоит из двух веществ. Хотя Шифф утверждает, что казеин в таком виде не поддается действию желудочного сока, он мог легко просмотреть ничтожное количество какого-нибудь белкового вещества, открываемого и поглощаемого росянкой. Далее, эластический хрящ, хотя, собственно говоря, не растворяется, но подвергается одинаковым изменениям как от выделения Drosera, так и от желудочного сока. Возможно, однако, что это вещество, а равно и так называемый гематин, который я употреблял, должны быть поставлены в ряду веществ неперевариваемых.

Что желудочный сок действует посредством своего фермента — пепсина — только в присутствии кислоты, хорошо установлено; а мы имеем превосходное доказательство присутствия в выделении Drosera фермента, который тоже действует только в присутствии кислоты, ибо мы видели, что если нейтрализовать выделение крошечными каплями раствора щелочи, то переваривание белка совершенно останавливается; после же прибавления ничтожной дозы соляной кислоты оно немедленно возобновляется.

Девять следующих веществ или классов веществ, а именно эпидермальные образования, волокнистая соединительная ткань, муцин, пепсин, мочевина, хитин, клетчатка, гремучая вата, хлорофилл, крахмал, жир и масло не поддаются действию выделения Drosera, а также, насколько известно, и действию желудочного сока животных. Однако какое-то растворимое вещество извлекалось как выделением, так и искусственным желудочным соком из муцина, пепсина и хлорофилла, которые я употреблял.

Разнородные вещества, которые вполне растворяются выделением и затем поглощаются железками, действуют на листья довольно различно. Они вызывают загибание очень неодинаковой скорости и весьма различных степеней, а щупальца остаются пригнутыми в продолжение очень различных сроков. Быстрое загибание зависит отчасти от количества данного вещества, действующего одновременно на многие железки; отчасти от легкости, с которой в это вещество проникает выделение и превращает его в жидкость; отчасти от его природы, но, главным образом, от присутствия раздражающего вещества, находящегося уже в растворе. Так, слюна или слабый настой сырого мяса действуют гораздо быстрее, чем даже крепкий раствор желатины. Далее, если листьям, которые расправились после поглощения капель раствора чистой желатины или рыбьего клея (последнее вещество действует сильнее первого), дать кусочки мяса, они загибаются гораздо энергичнее и быстрее прежнего, несмотря на то, что обыкновенно требуется некоторый отдых между двумя актами загибания. Желатина и глобулин, размягченные вымачиванием в воде, действуют быстрее, чем просто смоченные; в этом, вероятно, сказывается изменение строения. Может быть, отчасти в зависимости от измененного строения, а отчасти от изменения в химических свойствах, белок, пролежавший некоторое время,

и клейковина, обработанная слабой соляной кислотой, действуют быстрее тех же веществ в свежем состоянии.

Время, в течение которого щупальца остаются пригнутыми, в большой степени зависит от количества данного вещества, отчасти — от легкости, с которой в него проникает или на него действует выделение, а отчасти от его собственных свойств. Щупальца всегда остаются пригнутыми гораздо дольше над большими кусочками или большими каплями, чем над мелкими кусочками и каплями. Необычайно продолжительное время, в течение которого щупальца остаются загнутыми над твердыми зернами химически приготовленного казеина, вероятно, отчасти зависит от его строения. Но щупальца остаются так же долго загнутыми над тонко измельченной, осажденной фосфорнокислой известью, причем в последнем случае привлекающее действие оказывает фосфор, а в опыте с казеином — животное вещество. Листья долго остаются загнутыми над насекомыми; но сомнительно, чтобы это зависело от сопротивления, оказываемого их хитиновыми покровами; ибо животное вещество скоро извлекается из насекомых (вероятно, вследствие экзосмоза из их тел в густое окружающее выделение), что доказывается быстрым пригибанием листьев. Мы видим влияние природы различных веществ в том, что кусочки мяса, белка и свежей клейковины действуют совсем иначе, чем того же размера кусочки желатины, рыхлой соединительной ткани и волокнистого основного вещества кости. Первые вызывают не только гораздо более быстрое и энергичное, но и значительно более продолжительное загибание, чем последние. На основании этого, я думаю, мы имеем право полагать, что желатина, рыхлая соединительная ткань и волокнистое основное вещество кости гораздо менее питательны для Drosera, чем такие вещества, как насекомые, мясо, белок и т. д. Это заключение интересно, так как известно, что желатина мало питательна для животных; то же самое, вероятно, относится и к рыхлой соединительной ткани, и к волокнистому основному веществу кости. Хондрин, который я употреблял, действовал сильнее желатины, но я не знаю, был ли он чист. Замечательнее тот факт, что фибрин, который принадлежит к большому классу протеидов, * заключающему в одной из своих подгрупп белок, раздражает листья не в большей степени и удерживает их загнутыми не дольше, чем желатина или рыхлая соединительная ткань, или волокнистое основное вещество кости. Неизвестно, как долго прожило бы животное, если бы его кормить одним фибрином; но д-р Сандерсон не сомневается, что оно прожило бы дольше, чем при кормлении желатиной; едва ли было бы слишком смело предсказать, судя по действию, оказываемому на Drosera, что белок оказался бы питательнее фибрина. Глобулин тоже принадлежит к протеидам, образуя другую подгруппу; хотя он и содержит вещество, довольно сильно раздражающее Drosera, однако он почти не поддавался действию выделения и очень мало или очень медленно — действию желудочного сока. Неизвестно, насколько глобулин оказался бы питательным для животных. Итак, мы видим, как различно действуют на Drosera различные названные выше переваримые вещества, и мы можем сделать в высшей степени вероятный вывод, что они точно так же оказались бы в весьма различной степени питательными как для Drosera, так и для животных.

* См. классификацию, принятую д-ром Майкелем Фостером в «Dict. of Chemistry» Уоттса, дополнение 1872 г., стр. 969.

Железки Drosera поглощают вещество из живых семян, которые повреждаются или убиваются выделением. Они также поглощают вещество из пыльцы и из свежих листьев; как известно, то же самое относится к желудкам травоядных животных. Drosera собственно растение насекомоядное, но так как пыльца неизбежным образом часто попадает на железки, что должно иногда случаться также с семенами и листьями соседних растений, то Drosera оказывается до некоторой степени и травоядной.

Наконец, опыты, описанные в этой главе, показывают нам, что существует замечательное соответствие в способности к пищеварению между желудочным соком животных с его пепсином и соляной кислотой, с одной стороны, и выделением Drosera с его ферментом и кислотой, принадлежащей к уксусному ряду,— с другой. Поэтому едва ли можно сомневаться, что ферменты в обоих случаях близко сходны, если не тождественны. То обстоятельство, что растение и животное изливают одинаковое, или почти одинаковое, сложное выделение, приспособленное к одной и той же цели — к пищеварению, является новым и удивительным фактом в физиологии. Но мне придется еще вернуться к этому предмету в пятнадцатой главе, при заключительных замечаниях о Droseraceae.

ГЛАВА VII

ДЕЙСТВИЕ АММИАЧНЫХ СОЛЕЙ

Постановка опытов. — Действие дестиллированной воды по сравнению с растворами. — Углекислый аммоний, поглощение его корнями. — Пары, поглощаемые железками. — Капли на листовой пластинке. — Крошечные капли, помещенные на отдельные железки. — Погружение листьев в слабые растворы. — Малые размеры доз, вызывающих аггрегацию протоплазмы. — Азотнокислый аммоний, аналогичные опыты с ним. — Фосфорнокислый аммоний, аналогичные опыты с ним. — Другие аммиачные соли. — Краткий обзор и заключительные замечания относительно действия аммиачных солей.

Главнейшая задача этой главы — показать, как сильно соли аммония действуют на листья Drosera, в особенности же, какого чрезвычайно малого количества их достаточно, чтобы вызвать загибание. Поэтому я буду вынужден войти в мельчайшие подробности. Постоянно употреблялась дважды дестиллированная вода, а для более тонких опытов профессор Франкленд давал мне воду, приготовленную особенно тщательно. Градуированные сосуды были проверены и оказались настолько точными, насколько вообще могут быть точны такие сосуды. Соли взвешивались тщательно, а во всех более точных опытах — по двойному методу Борда. Но крайняя точность была бы излишней, так как раздражимость листъев очень различна, в зависимости от возраста, состояния и строения. Даже щупальца одного и того же листа значительно различаются между собою по раздражимости. Мои опыты были произведены следующими различными способами.

Во-первых.— Капли, средняя величина которых, как было определено посредством повторных опытов, равнялась приблизительно половине минима, или $^{1}/_{960}$ унции жидкости по объему (0,0296 куб. см), наносились одним и тем же острым инструментом на пластинки листьев; наблюдения над пригибанием внешних рядов щупалец производились в последовательные промежутки времени. Сначала тридцатью-сорока опытами было определено, что капля дестиллированной воды, помещенная таким способом, не оказывает действия, за исключением того, что иногда, хотя редко, два-три щупальца пригибаются. Фактически все многочисленные опыты с растворами, которые были так слабы, что не вызывали никакой реакции, подтверждают неспособность воды оказывать действие.

Во-вторых.— Я окунал в испытуемый раствор головку маленькой булавки, укрепленной в ручке. Оставшуюся на ней капельку, которая была чересчур мала, чтобы упасть, я осторожно приводил под лупой в соприкосновение с выделением, окружающим железки одного, двух, трех или четырех внешних щупалец одного и того же листа. Я тщательно избегал прикасаться к самим железкам. Я предполагал, что капли были приблизительно одного размера, но после проверки это оказалось большой ошибкой. Сначала я измерил воду и взял из нее 300 капель, каждый раз прика-

саясь головкой булавки к пропускной бумаге; когда я снова измерил воду, капля оказалась равной приблизительно $^1/_{60}$ минима. Вода в маленьком сосуде была взвешена (этот метод точнее), и взяты 300 капель, как и раньше; при вторичном взвешивании воды капля оказалась равной приблизительно только $^1/_{89}$ минима. Я повторил опыт, но на этот раз, вынимая булавочную головку из воды наклонно и довольно быстро, старался брать капли как можно крупнее; результат показал, что мне это удалось, так как каждая капля в среднем равнялась $^1/_{19,4}$ минима. Я повторил определение совершенно тем же способом, и на этот раз капли равнялись в среднем $^1/_{23,5}$ минима. Помня, что в двух последних случаях были приложены особые старания к тому, чтобы брать капли как можно крупнее, мы можем смело заключить, что капли, которые я употреблял в своих опытах, равнялись по меньшей мере $^1/_{20}$ минима, или 0,0029 куб. см. Одну из таких капель можно было приложить к трем, даже четырем железкам, а если щупальца загибались, то все эти железки должны были поглотить часть раствора, ибо капли чистой воды, нанесенные таким же способом, никогда не оказывали действия. Я мог удерживать каплю в непрерывном соприкосновении с выделением только десять-пятнадцать секунд; этого времени было недостаточно для диффузии всей находившейся в растворе соли, так как три-четыре щупальца, последовательно приведенные в соприкосновение с одной и той же каплей, часто загибались. Вероятно, даже и этого было недостаточно, чтобы израсходовать все вещество, бывшее в растворе.

В-третьих.— Листья срезались и погружались в отмеренное количество испытуемого раствора, причем одновременно столько же листьев погружалось в такое же количество дестиллированной воды, которая употреблялась для приготовления раствора. Листья обеих партий сравнивались через короткие промежутки времени до истечения 24 часов, иногда — до 48 часов. Я погружал их, опуская как можно осторожнее на перенумерованные часовые стеклышки и наливая на каждый лист тридцать минимов (1,775 куб. см) раствора или воды.

Некоторые растворы, например, раствор углекислого аммония, быстро обесцвечивают железки, а так как все железки одного и того же листа обесцвечивались одновременно, все они должны были поглотить некоторое количество соли в продолжение одного и того же промежутка времени. Доказательством этому служило также одновременное загибание нескольких внешних рядов щупалец. Если бы мы не имели такого доказательства, мы могли бы предположить, что только железки внешних и пригнувшихся щупалец поглотили соль или что только железки пластинки поглотили ее и затем передали двигательный импульс внешним щупальцам; но в последнем случае внешние щупальца загнулись бы только по прошествии некоторого [более значительного промежутка] времени, а не через полчаса или даже несколько минут, как обыкновенно случалось. Все железки одного и того же листа бывают приблизительно одинакового размера, что можно видеть лучше всего, если вырезать узкую поперечную полоску и положить ее на бок; следовательно, их поглощающие поверхности приблизительно равны. Нужно исключить железки с длинными головками, сидящие на самом краю, так как они гораздо длиннее остальных; но у них только верхняя сторона способна к поглощению. Кроме железок, обе поверхности листьев и ножки щупалец несут многочисленные мелкие сосочки, которые поглощают углекислый аммоний, настой сырого мяса, металлические соли и, вероятно, многие другие вещества; но поглощение вещества этими сосочками никогда не вызывает загибания. Мы должны помнить, что движение каждого отдельного щупальца зависит от раздражения его железки, кроме тех случаев, когда двигательный импульс передается от железок пластинки; в этом случае движение, как только что указано, наступает лишь по истечении некоторого времени. Я привел эти замечания, так как они показывают нам, что когда лист погружен в раствор и щупальца загибаются, мы можем определить с некоторой точностью, какое количество соли поглотила каждая железка. Например, если лист, несущий 212 железок,

погружен в отмеренное количество раствора, содержащее $^1/_{10}$ грана соли, и все внешние щупальца, за исключением двенадцати, загнутся, мы можем быть уверены, что каждая из 200 железок поглотила в среднем никак не более $^1/_{2000}$ грана соли. Я говорю — никак не более, ибо некоторое небольшое количество должны были поглотить сосочки, а также, может быть, железки двенадцати исключенных щупалец, которые не пригнулись. Приложение этого принципа ведет к замечательным заключениям относительно ничтожности доз, вызывающих загибание.

О влиянии дестиллированной воды на загибание

Хотя во всех важнейших опытах будет описано различие между листьями, погруженными одновременно в воду и в различные растворы, тем не менее, может быть, полезно привести здесь общий очерк действия воды. Кроме того, тот факт, что чистая вода действует на щупальца, сам по себе заслуживает некоторого внимания. Листья, числом 141, были погружены в воду одновременно с погружением [других] листьев в растворы, и состояние их отмечалось через короткие промежутки времени. Тридцать два других листа были подвергнуты наблюдению в воде отдельно, что составляет в общей сложности 173 опыта. Не один десяток листьев был также погружен в воду в другое время, но я не вел точной записи оказанного на них действия; однако эти беглые наблюдения подтверждают выводы, к которым мы приходим в этой главе. Небольшое число щупалец с длинными головками, а именно от одного до шести, обыкновенно загибались через полчаса после погружения; иногда загибалось также небольшое, редко — значительное число внешних щупалец с круглыми головками. После погружения, продолжающегося от 5 до 8 часов, короткие щупальца, которые окружают наружные части пластинки, обыкновенно пригибаются, так что их железки образуют на пластинке темное колечко; внешние щупальца не участвуют в этом движении. Итак, за исключением немногих случаев, которые впоследствии будут указаны, мы посредством простого наблюдения внешних щупалец в течение первых 3—4 часов после погружения можем установить, производит ли раствор какое-либо действие.

Переходим к общему описанию состояния 173 листьев после 3—4-часового пребывания в чистой воде. У одного листа загнулись почти все щупальца; у трех листьев большинство их начало загибаться; у тринадцати загнулось в среднем по 36,5 щупальца. Таким образом, семнадцать листьев из 173 реагировали весьма отчетливо. У восемнадцати листьев загнулось от семи до девятнадцати щупалец, в среднем 9,3 щупальца для каждого листа. У сорока четырех листьев загнулось от одного до шести щупалец; обыкновенно это были щупальца с длинными головками. Итак, из 173 листьев, подвергнутых тщательному наблюдению, на семьдесят девять вода до некоторой степени подействовала, хотя большей частью очень слабо, а девяносто четыре не обнаружили ни малейшей реакции. Такое загибание, как мы впоследствии увидим, совершенно ничтожно по сравнению с загибанием, вызываемым очень слабыми растворами некоторых аммиачных солей.

Растения, прожившие некоторое время при довольно высокой температуре, гораздо чувствительнее к действию воды, чем растения, выросшие на воздухе или недавно перенесенные в теплую оранжерею. Так, в вышеприведенных семнадцати случаях, когда у погруженных листьев пригнулось значительное число щупалец, растения находились зимой в очень теплой оранжерее; ранней весной они дали замечательно хорошие листья светлокрасного цвета. Если бы мне тогда было известно, что чувствительность растений при указанных обстоятельствах увеличивается, может быть не следовало бы употреблять этих листьев для моих опытов с очень слабыми растворами фосфорнокислого аммония; но мои опыты от этого не пострадали, так как я неизменно употреблял листья с тех же самых растений для одновременного погружения в воду. Часто случалось, что некоторые листья одного и того же

растения и некоторые щупальца одного и того же листа оказывались чувствительнее других; но я не знаю, отчего это происходило.

Кроме только что указанных различий в поведении листьев, погруженных в воду и в слабые растворы аммония, щупальца последних в большинстве случаев пригибаются гораздо плотнее. На рисунке дано изображение листа после погружения его в несколько капель раствора фосфорнокислого аммония, один гран на 200 унций воды (т. е. одна часть на 87500); простая вода никогда не вызывает такого энергичного загибания. В слабых растворах пластинка листа часто загибается; с листьями, погруженными в воду, это бывает так редко, что я видел загибание только два раза, и в обоих случаях оно было очень слабо. Далее, когда листья лежат в слабых растворах, загибание щупалец и пластинки часто усиливается беспрерывно, хотя и медленно, в продолжение многих часов; это обстоятельство тоже настолько редко для листьев, находящихся в воде, что я видел только три случая подобного усиления после первых 8—12 часов; во всех этих трех случаях два внешних ряда щупалец вовсе не обнаружили реакции. Вследствие этого между листьями в воде и листьями в слабых растворах иногда бывает гораздо больше различия спустя 8—24 часа, чем в течение первых 3 часов; но как общее правило, лучше полагаться на различие, замеченное в более короткий срок.



Рис. 9. *Drosera rotundifolia*

Лист (увелич.), у которого все щупальца плотно пригнуты вследствие погружения в раствор фосфорнокислого аммония (одна часть на 87 500 частей воды).

Что касается срока расправления листьев, лежащих как в воде, так и в слабых растворах, то он крайне изменчив. В обоих случаях внешние щупальца нередко начинают выпрямляться спустя только 6—8 часов, то-есть как раз около того времени, когда короткие щупальца, сидящие по краям пластинки, загибаются. С другой стороны, щупальца иногда остаются пригнутыми целый день или даже два дня; но как общее правило, в очень слабых растворах они остаются пригнутыми дольше, чем в воде. В растворах не особенно слабых они никогда не выпрямляются даже и в приблизительно такие короткие сроки, как шесть или восемь часов. По этим данным, может быть, покажется трудным различать действие воды и более слабых растворов, но в действительности нет ни малейшего затруднения, пока мы не прибегаем к крайне слабым растворам; здесь разница, как и можно было ожидать, становится очень сомнительной и, наконец, исчезает. Но так как во всех случаях, кроме простейших, будет описано состояние листьев, одновременно погруженных на одинаковый срок в воду и в растворы, читатель сам сможет судить об этом.

Углекислый аммоний

Эта соль, при поглощении ее корнями, не вызывает загибания щупалец. Одно растение было помещено в раствор одной части углекислого аммония в 146 частях воды так, чтобы можно было наблюдать молодые неповрежденные корни. Концевые клетки, имевшие розовую окраску, мгновенно обесцветились, а их прозрачное содержимое стало туманным, как гравюра mezzo-tinto; следовательно, некоторая аггрегация наступила почти мгновенно; но дальнейшего изменения не последовало, и всасывающие волоски не обнаружили заметной реакции. Щупальца не загнулись. У двух других растений корни, обернутые влажным мхом, были помещены в половину унции (14,198 куб. см) раствора одной части углекислого аммония на 218 частей воды; наблюдения велись 24 ча-

са, но ни одно щупальце не загнулось. Для того чтобы произвести такое действие, углекислый аммоний должен быть поглощен железками.

Пары оказывают очень сильное действие на железки и вызывают загибание. Три растения, корни которых были помещены в склянки, так что окружающий воздух не мог стать очень влажным, были поставлены под стеклянный колпак (объемом в 122 унции) вместе с 4 гранами углекислого аммония на часовом стеклышке. Спустя 6 часов 15 минут листья не обнаружили реакции, но на следующее утро, через 20 часов, почерневшие железки дали обильное выделение, и большинство щупалец сильно загнулось. Эти растения вскоре погибли. Два другие растения были помещены под тот же стеклянный колпак с половиной грана углекислого аммония, причем воздух был увлажнен как можно сильнее: через 2 часа большинство листьев подверглось действию, так как многие железки почернели и щупальца загнулись. Но любопытно, что из щупалец, расположенных рядом на одном и том же листе как на пластинке, так и по краям, одни испытали очень сильное действие, а другие, повидимому, ни малейшего. Растения пробыли под стеклянным колпаком 24 часа, но дальнейшего изменения не последовало. Один здоровый лист едва поддался действию паров, хотя на другие листья того же растения пары подействовали в сильной степени. У некоторых листьев загнулись все щупальца с одной стороны, но не загнулись с противоположной. Я сомневаюсь, можно ли объяснить такое чрезвычайно неравномерное действие предположением, что более деятельные железки поглощают все пары с такой же быстротой, с какой они образуются, так что для других железок ничего не остается; ибо мы встретим аналогичные случаи в опытах с воздухом, насыщенным парами хлороформа и эфира.

Крошечные частицы углекислого аммония были прибавлены к выделению, окружавшему несколько железок. Последние мгновенно почернели и дали обильное выделение; но, за исключением двух случаев, когда были даны чрезвычайно мелкие частицы, загибания не произошло. Этот результат аналогичен тому, который является следствием погружения листьев в крепкий раствор углекислого аммония, одна часть соли на 109 или 146, или даже 218 частей воды; ибо листья тогда парализуются, и загибания не происходит, хотя железки чернеют и протоплазма в клетках щупалец подвергается сильной аггрегации.

Теперь мы обратимся к действию растворов углекислого аммония. На пластинки двенадцати листьев было помещено по половине миннма раствора одной части соли в 437 частях воды: таким образом, на каждый лист пришлось по $^1/_{960}$ грана, или 0,0675 мг. У десяти листьев внешние щупальца хорошо пригнулись; у некоторых пластинки тоже сильно загнулись внутрь. В двух случаях несколько внешних щупалец загнулись через 35 минут, но вообще движение было медленнее. Эти десять листьев расправились в сроки, колебавшиеся от 21 до 45 часов, но в одном случае только через 67 часов; следовательно, они расправились гораздо скорее, чем листья, поймавшие насекомых.

Такой же величины капли раствора, одна часть на 875 частей воды, были помещены на пластинки одиннадцати листьев; шесть не обнаружили никакой реакции, тогда как у пяти пригнулось от трех до шести-восьми внешних щупалец; но такую степень движения едва ли можно считать убедительной. Каждый из этих листьев получил по $^1/_{1920}$ грана (0,0337 мг), причем это количество распределялось между железками пластинки, но его было слишком мало для определенного действия на внешние щупальца, железки которых сами по себе вовсе не получили соли.

Затем была произведена вышеописанным способом проба с крошечными, взятыми на головку маленькой булавки, каплями раствора углекислого аммония, одна часть на 218 частей воды. Такая капля в среднем равняется $^1/_{20}$ минима и следовательно содержит $^1/_{4800}$ грана (0,0135 мг) углекислого аммония. Я прикасался ею к липкому выделению вокруг трех железок, так что на каждую железку приходилось только $^1/_{14400}$ грана (0,00445 мг). Тем не менее, в двух случаях все железки явственно почернели; в одном случае все три щупальца хорошо загнулись через 2 часа 40 минут, а в другом — из трех щупалец загнулось два. Затем я сделал опыт над двадцатью четырьмя железками с каплями более слабого раствора, одна часть на 292 части воды, каждый раз прикасаясь к липкому выделению вокруг трех железок одной капелькой. Таким образом, на каждую железку пришлось только $^1/_{19200}$ грана (0,00337 мг); однако некоторые из них слегка почернели; но ни разу ни одно щупальце не пригнулось, хотя я следил за ними 12 часов. Когда был произведен опыт над шестью железками с раствором еще более слабым (именно одна часть соли на 437 частей воды), не было заметно никакого действия. Таким образом, мы узнаем, что $^1/_{14400}$ грана (0,00445 мг) углекислого аммония, если он поглощен железкой, достаточно, чтобы вызвать изгиб основной части того же щупальца; но, как уже сказано, я был в состоянии держать крошечные капли, не двигая рукою, в соприкосновении с выделением лишь несколько секунд; если бы предоставить больше времени диффузии и поглощению, наверно подействовал бы раствор и гораздо более слабый.

Я произвел несколько опытов, погружая срезанные листья в растворы различной крепости. Так, четыре листа, каждый отдельно, были оставлены на 3 часа в драхме (3,549 куб. см) раствора углекислого аммония, одна часть на 5250 частей воды; у двух из них пригнулись почти все щупальца, у третьего — около половины и у четвертого — около трети щупалец; все железки почернели. Далее, один лист был помещен в такое же количество раствора одной части соли на 7000 частей воды; через 1 час 16 минут все щупальца хорошо пригнулись, и все железки почернели. Шесть листьев, каждый отдельно, были погружены в тридцать минимов (1,774 куб. см) раствора одной части соли на 4375 частей воды, и все железки почернели через 31 минуту. Все шесть листьев обнаружили легкое загибание; один из них загнулся сильно. Затем, четыре листа были погружены в тридцать минимов раствора, одна часть соли на 8750 частей воды, так что на каждый лист пришлась $^1/_{320}$ грана (0,2025 мг). Только один лист сильно загнулся, но все железки на всех листьях через час приобрели такой темный красный цвет, что их почти можно было бы назвать черными, тогда как этого не случилось с листьями, одновременно погруженными в воду; кроме того, вода никогда не оказывала подобного действия даже приблизительно в такой короткий срок, как один час. Эти случаи одновременного потемнения или почернения железок от действия слабых растворов важны, ибо они показывают, что все железки поглотили углекислый аммоний; впрочем, не было ни малейшей причины сомневаться в этом факте. Далее, всякий раз, когда щупальца загибаются в одно и то же время, мы имеем, как замечено раньше, доказательство одновременного поглощения. Я не считал железок на этих четырех листьях, но так как листья были хороши и так как мы знаем, что среднее число железок на тридцати одном листе равнялось 192, мы можем смело принять, что на каждом листе их было в среднем по крайней мере 170; если это так, то каждая почерневшая железка могла поглотить только $^1/_{54400}$ грана (0,00119 мг) углекислого аммония.

До этого было произведено большое число опытов с растворами азотнокислого и фосфорнокислого аммония, одна часть соли на 43 750 частей воды (т. е. 1 гран на 100 унций), и эти растворы оказались в высшей степени активными. Поэтому четырнадцать листьев были помещены каждый в тридцать минимов раствора одной части углекислого аммония в вышеуказанном количестве воды; таким образом,

на каждый лист пришлось по $^1/_{1600}$ грана (0,0405 мг). Железки не очень потемнели. Десять листьев совсем не реагировали или дали лишь очень слабую реакцию. Однако четыре листа испытали сильное действие; у первого через 47 минут загнулись все щупальца, кроме сорока; через 6 часов 30 минут — все, кроме восьми, а через 4 часа загнулась самая пластинка. У второго листа через 9 минут загнулись все щупальца, кроме девяти; через 6 часов 30 минут эти девять немного загнулись; самая пластинка сильно загнулась через 4 часа. У третьего листа спустя 1 час 6 минут загнулись все щупальца, кроме сорока. У четвертого через 2 часа 5 минут загнулось около половины щупалец, а через 4 часа — все, кроме сорока пяти. Листья, одновременно погруженные в воду, не испытали никакого действия, за исключением одного листа, но и то по прошествии 8 часов. Итак, не может быть сомнения, что весьма чувствительный лист, погруженный в раствор так, чтобы все железки имели возможность поглощать, реагирует на $^1/_{1600}$ грана углекислого аммония. Если мы предположим, что на том крупном листе, у которого загнулись все щупальца, кроме восьми, было 170 железок, то каждая железка могла поглотить только $^1/_{268800}$ грана (0,00024 мг), и все-таки этого количества было достаточно, чтобы подействовать на каждое из 162 щупалец, которые пригнулись. Но так как явственное действие обнаружили только четыре листа из четырнадцати, то эта доза является почти минимальной, какая еще оказывает действие.

Аггрегация протоплазмы от действия углекислого аммония.— В третьей главе я подробно описал замечательное действие умеренных доз этой соли, вызывающих аггрегацию протоплазмы внутри клеток железок и щупалец; здесь я намерен только показать, каких малых доз бывает достаточно. Лист был погружен в двадцать минимов (1,183 куб. см) раствора одной части соли в 1750 частях воды, другой лист—в такое же количество раствора одной части в 3062; в первом случае аггрегация наступила через 4 минуты, в последнем — через 11 минут. Затем лист был погружен в двадцать минимов раствора, одна часть на 4375 частей воды, так что он получил $^1/_{240}$ грана (0,27 мг); через 5 минут железки слегка изменили цвет, а через 15 минут образовались мелкие шарики протоплазмы в клетках под железками всех щупалец. В этих случаях не могло быть и тени сомнения относительно действия раствора.

Затем был приготовлен раствор одной части соли на 5250 частей воды, и я произвел опыты над четырнадцатью листьями, но приведу лишь несколько случаев. Я выбрал и тщательно осмотрел восемь молодых листьев: в них не оказалось никаких признаков аггрегации. Четыре из них были положены в драхму (3549 куб.см) дистиллированной воды, а другие четыре в подобный же сосуд, содержавший драхму раствора. Спустя некоторое время листья были осмотрены при большом увеличении, причем я вынимал их поочередно то из раствора, то из воды. Первый лист был вынут из раствора после того, как пробыл в нем 2 часа 40 минут, а последний лист из воды— через 3 часа 50 минут, так что осмотр длился 1 час 10 минут. В четырех листьях, взятых из воды, не было никаких следов аггрегации, кроме одного экземпляра, в котором оказалось очень немного крайне мелких шариков протоплазмы под некоторыми круглыми железками. Все железки были прозрачные и красные. Четыре листа, пролежавшие в растворе, не только загнулись, но и представляли совершенно иной вид, так как содержимое клеток у каждого щупальца на всех четырех листьях заметно подверглось аггрегации; во многих случаях шарики и удлиненные комочки протоплазмы наблюдались до половины длины щупалец. Все железки как у центральных, так и у внешних щупалец стали непрозрачными и почернели: это показывает, что все они поглотили некоторую долю углекислого аммония. Размеры этих листьев были очень близки между собой; я сосчитал железки на одном из них; их оказалось 167. Ввиду этого и так как четыре листа были погружены в драхму раствора, каждая железка могла получить в среднем только $^1/_{64128}$ грана (0,001009 мг) соли; этого количества было достаточно, чтобы вызвать в короткое время заметную аггрегацию в клетках под всеми железками.

Сильный, но не особенно крупный красный лист был помещен в шесть минимов того же раствора (т. е. одна часть на 5250 частей воды) и, таким образом, он получил $^1/_{960}$ грана (0,0675 мг). Через 40 минут железки казались несколько потемневшими, через 1 час в клетках под железками всех щупалец образовалось от четырех до шести шариков протоплазмы. Я не считал щупалец, но мы можем смело принять, что их было по крайней мере 140; если так, то каждая железка могла получить только $^1/_{134400}$ грана, или 0,00048 мг.

Затем был приготовлен более слабый раствор, одна часть на 7000 частей воды, и четыре листа были погружены в него; но я приведу только один случай. Лист был помещен в десять минимов этого раствора; через 1 час 37 минут железки немного потемнели, а клетки под всеми ими содержали теперь много шариков протоплазмы, образовавшихся вследствие аггрегации. Этот лист получил $^1/_{768}$ грана; на нем было 166 железок. Таким образом, каждая железка могла получить только $^1/_{127488}$ грана (0,000507 мг) углекислого аммония.

Стоит привести два других опыта. Лист был погружен на 4 часа 15 минут в дистиллированную воду, и аггрегации не произошло; затем он был положен на 1 час 15 минут в небольшое количество раствора одной части в 5250 частях воды, после чего наступили ясно выраженные аггрегация и загибание. У другого листа, пролежавшего 21 час 15 минут в дистиллированной воде, железки почернели, но в клетках под ними аггрегации не было; затем он был положен в шесть минимов того же раствора, и через 1 час произошла значительная аггрегация во многих щупальцах; через 2 часа все щупальца (числом 146) обнаружили реакцию, аггрегация простиралась вниз на расстояние, равное половине длины или всей длине железок. Крайне невероятно, чтобы в этих двух листьях произошла аггрегация, если бы они пробыли в воде несколько дольше, именно те 1 час и 1 час 15 минут, в течение которых они были погружены в раствор; ибо, повидимому, процесс аггрегации наступает в воде всегда очень медленно и с большой постепенностью.

Общие выводы из опытов с углекислым аммонием.— Корни поглощают раствор, что доказывается изменением их цвета и аггрегацией их клеточного содержимого. Пары поглощаются железками: они чернеют, и щупальца пригибаются. Железки на пластинке, будучи раздражены каплей в половину минима (0,0296 куб. см), содержащей $^1/_{960}$ грана (0,0675 мг), передают двигательный импульс внешним щупальцам, заставляя их загибаться внутрь. Крошечная капля, содержащая $^1/_{14400}$ грана (0,00445 мг), которая находилась несколько секунд в соприкосновении с железкою, вскоре вызывает загибание несущего эту железку щупальца. Если оставить лист на несколько часов в растворе и железка поглотит $^1/_{134400}$ грана (0,00048 мг), окраска ее темнеет, хотя и не становится вполне черной, а содержимое клеток под железкою явственно подвергается аггрегации. Наконец, при таких же обстоятельствах поглощения железкою $^1/_{268800}$ грана (0,00024 мг) достаточно, чтобы привести в движение щупальце, несущее эту железку.

Азотнокислый аммоний

Производя опыты с этой солью, я следил только за загибанием листьев, так как она вызывает гораздо более слабую аггрегацию, чем углекислый аммоний, но значительно более активна, как возбудитель изгибов. Я делал опыты с полуминимами (0,0296 куб. см) над пластинками пятидесяти двух листьев, но приведу лишь несколько случаев. Раствор одной части в 109 частях воды был слишком крепок, вызвал мало изгибов и через 24 часа убил четыре листа из шести, над которыми был произведен этот опыт; на каждый из них пришлось по $^1/_{240}$ грана (или 0,27 мг). Раствор одной части в 218 частях воды подействовал чрезвычайно энергично, вызвав не

только загибание щупалец на всех листьях, но и сильное загибание некоторых пластинок. Был сделан опыт над четырнадцатью листьями с каплями раствора, одна часть соли на 875 частей воды, так что на пластинку каждого листа пришлась $^1/_{1920}$ грана (0,0337 мг). На семь из этих листьев действие было очень сильно, так как края у всех загнулись; два испытали умеренное действие; пять — никакого. Затем я испытал три из последних пяти листьев мочой, слюной и мокротой, но действие было слабо; это доказывает, что листья были не вполне жизнедеятельны. Я упоминаю об этом факте, чтобы показать, насколько необходимо производить опыты над несколькими листьями. Два из хорошо загнувшихся листьев расправились через 51 час.

В следующем опыте мне случайно попались очень чувствительные листья. Полуминимы раствора, одна часть на 1094 частей воды (т. е. 1 гран на 2.5 унции) были помещены на пластинки девяти листьев, так что каждый лист получил $^1/_{2400}$ грана (0,027 мг). У трех из них щупальца сильно пригнулись, и пластинки завернулись внутрь; пять обнаружили легкое и несколько сомнительное действие, так как у них загнулось от трех до восьми внешних щупалец; один лист не обнаружил никакого действия, но после того реагировал на действие слюны. В шести из этих случаев признаки действия можно было заметить через 7 часов, но полный эффект обнаруживался не ранее как по прошествии 24—30 часов. Два из этих листьев, которые загнулись лишь слегка, расправились спустя еще 19 часов.

Был произведен опыт над четырнадцатью листьями с полуминимами раствора послабее, именно одна часть на 1312 частей воды (1 гран на 3 унции); таким образом, на каждый лист пришлась $^1/_{2880}$ грана (0,0225 мг) вместо $^1/_{2400}$ грана, как в предыдущем опыте. У одного листа явственно загнулась пластинка, а также шесть внешних щупалец; пластинка второго листа загнулась слегка, а два внешних щупальца загнулись хорошо, причем остальные щупальца наклонились под прямым углом к пластинке; у трех других листьев загнулось от пяти до восьми щупалец; еще у пяти листьев загнулось только два или три (иногда, хотя и очень редко, капли чистой воды оказывают такое же действие); остальные четыре листа не обнаружили никакого действия, но три из них при последующем испытании мочою сильно загнулись. В большинстве этих случаев можно было заметить слабое действие через 6—7 часов, но полный эффект обнаруживался не ранее как по прошествии 24—30 часов. Очевидно, мы очень близко подошли к минимальному количеству, которое, распределяясь между железками пластинки, действует на внешние щупальца; самые же эти щупальца не получали раствора.

Далее, я прикоснулся к липкому выделению вокруг трех внешних железок одною и тою же маленькой каплей ($^1/_{20}$ минима) раствора одной части в 437 частях воды; спустя 2 часа 50 минут все три щупальца хорошо загнулись. Каждая из этих железок могла получить только $^1/_{28800}$ грана, или 0,00225 мг. Маленькая капля того же размера и крепости была также приложена к четырем другим железкам, и через 1 час две из них загнулись, тогда как остальные две вовсе не пришли в движение. Мы видим здесь, как и в том случае, когда на пластинки помещались полминима, что азотнокислый аммоний вызывает загибание энергичнее, чем углекислый, ибо крошечные капли последней соли такой же крепости не оказывали никакого действия. Я делал опыт с крошечными каплями еще более слабого раствора азотнокислого аммония, именно одна часть на 875 частей воды, над двадцатью одной железкой, но никакого действия не обнаружилось, разве только в одном случае.

Шестьдесят три листа были погружены в растворы различной крепости; другие листья были одновременно положены в ту самую чистую воду, которая была взята для приготовления растворов. Результаты были замечательны, хотя и менее, чем в опытах с фосфорнокислым аммонием, и я должен описать эти опыты подробно, но приведу лишь небольшое число их. Говоря о последовательных сроках, в которые происходило загибание, я постоянно считаю время от начала погружения.

После нескольких предварительных опытов, сделанных для ориентировки, пять листьев были помещены вместе в небольшой сосуд, содержащий тридцать минимов раствора азотнокислого аммония, одна часть соли на 7875 частей воды (1 гран на 18 унций); этого количества жидкости как раз хватило, чтобы покрыть листья. Через 2 часа 30 минут три листа значительно загнулись, два другие — умеренно. Железки на всех листьях приобрели такой темный красный цвет, что их почти можно было назвать черными. Через 8 часов у четырех листьев все щупальца более или менее пригнулись, тогда как у пятого, который, как я тогда заметил, был стар, загнулось только тридцать щупалец. На следующее утро, через 23 часа 40 минут, все листья находились в прежнем состоянии, с тем только отличием, что у старого листа загнулось еще несколько щупалец. Над пятью листьями, одновременно помещенными в воду, производились наблюдения через такие же промежутки; через 2 часа 10 минут у двух листьев загнулось по четыре, у одного — семь, у одного — десять щупалец с длинными головками; у пятого листа загнулись пять щупалец с круглыми головками. 8 часов спустя в этих листьях не произошло изменений, а спустя 24 часа все краевые щупальца выпрямились; но у одного листа загнулось около двенадцати, у другого — около шести щупалец, близких к краю. Так как железки пяти листьев, лежавших в растворе, потемнели одновременно, они, без сомнения, поглотили приблизительно равное количество соли; а так как пяти листьям вместе было дано $^1/_{288}$ грана, то каждый лист получил $^1/_{1440}$ грана (0,045 мг). Я не считал щупалец на этих листьях, которые были довольно хороши, но так как среднее число их на тридцати одном листе составляло 192, то мы можем смело предположить, что в среднем на каждом листе их было по меньшей мере 160. Если это так, то каждая из потемневших железок могла получить только $^1/_{23040}$ грана азотнокислого аммония; этим количеством было вызвано загибание значительного большинства щупалец.

Метод погружения нескольких листьев в общий сосуд неудовлетворителен, так как нельзя быть уверенным, что более сильные листья не отнимают у более слабых приходящуюся на их долю соль. Кроме того, железки должны часто прикасаться друг к другу или к стенкам сосуда, и таким образом может быть вызвано движение; впрочем, соответствующие листья в воде, которые загнулись мало, хотя несколько больше обыкновенного, подвергались в почти равной степени тем же источникам ошибок. Поэтому я приведу еще только один опыт, произведенный таким способом, хотя их было сделано много, и все они подтвердили предыдущие и последующие результаты. Четыре листа были помещены в сорок минимов раствора одной части соли на 10500 частей воды; если предположить, что поглощение происходило у листьев равномерно, каждый из них получил $^1/_{1152}$ грана (0,0562 мг). Через 1 час 20 минут многие щупальца на всех четырех листьях несколько загнулись. Через 5 часов 30 минут на двух листьях загнулись все щупальца; на третьем — все, кроме самых крайних, которые казались старыми и вялыми; на четвертом загнулось большое число щупалец. Через 21 час все щупальца на всех четырех листьях плотно пригнулись. Из четырех листьев, одновременно положенных в воду, у одного через 5 часов 45 минут загнулось пять краевых щупалец; у второго — десять; у третьего — девять краевых и близких к краю; у четвертого загнулось двенадцать щупалец, преимущественно близких к краю. Через 21 час все эти краевые щупальца выпрямились, но на двух листьях немного щупалец, близких к краю, осталось слегка закрученными внутрь. Контраст между этими четырьмя листьями, лежавшими в воде, и листьями в растворе был удивительно велик; у последних все щупальца до одного плотно пригнулись. При осторожном предположении, что на каждом из этих листьев было по 160 щупалец, каждая железка могла поглотить только $^1/_{184320}$ грана (0,000351 мг). Этот опыт был повторен над тремя листьями в таком же относительном количестве раствора; через 6 часов 15 минут все щупальца, кроме девяти на всех трех листьях вместе, плотно пригнулись. В этом

случае щупальца были сосчитаны на каждом листе, и их оказалось в среднем по 162 на лист.

Следующие опыты были произведены летом 1873 года; я помещал каждый лист в особое часовое стеклышко и наливал на него тридцать минимов (1,775 куб. см) раствора; на другие листья я наливал совершенно так же дважды дестиллированную воду, которая бралась для приготовления раствора. Вышеизложенные опыты были произведены несколькими годами раньше; перечитывая свои заметки, я не мог поверить результатам; поэтому я решил опять начать с растворов умеренной крепости. Прежде всего были погружены шесть листьев, каждый в тридцать минимов раствора азотнокислого аммония, одна часть на 8750 частей воды (1 гран на 20 унций); таким образом, на каждый лист пришлась $^1/_{320}$ грана (0,2025 мг). Менее чем через 30 минут четыре из этих листьев загнулись очень сильно, два — умеренно. Железки приобрели темнокрасный цвет. Соответствующие четыре листа в воде не обнаружили никакого действия до истечения 6 часов, но и тогда оно сказалось только в коротких щупальцах по краям пластинки, а загибание этих щупалец, как объяснено раньше, никогда не имеет никакого значения.

Четыре листа были погружены, каждый отдельно, в тридцать минимов раствора, одна часть на 17500 частей воды (1 гран на 40 унций); таким образом, на каждый лист пришлось по $^1/_{640}$ грана (0,101 мг); менее чем через 45 минут у трех из них загнулись все щупальца, кроме четырых-десяти; пластинка у одного листа загнулась через 6 часов, а у другого — через 21 час. Четвертый лист вовсе не дал реакции. Ни на одном листе железки не потемнели. Только у одного из соответствующих листьев в воде загнулись внешние щупальца, числом пять; в одном случае через 6 часов, а в двух других через 21 час короткие щупальца, сидящие по краям пластинки, образовали обычное кольцо.

Четыре листа были погружены, каждый отдельно, в тридцать минимов раствора, одна часть на 43750 частей воды (1 гран на 100 унций), так что на каждый лист пришлось по $^1/_{1600}$ грана (0,0405 мг). Один из этих листьев сильно загнулся через 8 минут, а через 2 часа 7 минут у него пригнулись все щупальца, кроме тринадцати. У второго листа через 10 минут загнулись все, кроме трех. Третий и четвертый едва обнаружили действие, почти такое же слабое, как соответствующие листья в воде. Из последних только один проявил действие; у него загнулись два щупальца, причем щупальца, расположенные на более близких к краю частях пластинки, образовали кольцо, как обыкновенно. На том листе, у которого через 10 минут загнулись все щупальца, кроме трех, каждая железка (предполагая, что на листе было 160 щупалец) могла поглотить только $^1/_{251200}$ грана, или 0,000258 мг.

Четыре листа были погружены порознь, как и раньше, в раствор одной части на 131250 частей воды (1 гран на 300 унций), так что каждый лист получил $^1/_{4800}$ грана, или 0,0135 мг. Через 50 минут у одного листа загнулись все щупальца, кроме шестнадцати, а через 8 часов 20 минут — все, кроме четырнадцати. У второго листа через 40 минут загнулись все щупальца, за исключением двадцати, а через 8 часов 10 минут они начали выпрямляться. У третьего через 3 часа загнулось около половины щупалец, которые через 8 часов 15 минут начали выпрямляться. У четвертого листа через 3 часа 7 минут более или менее загнулось только двадцать девять щупалец. Таким образом, три листа из четырех обнаружили сильное действие. Ясно, что случайно попались очень чувствительные листья. Кроме того, день был жаркий. Соответствующие четыре листа в воде тоже реагировали несколько сильнее обычного, ибо через 3 часа у одного загнулось девять щупалец, у другого — четыре, у третьего — два; у четвертого они вовсе не загнулись. Что касается листа, у которого через 50 минут загнулись все щупальца, кроме шестнадцати, то у него каждая железка (предполагая, что на листе было 160 щупалец) могла поглотить только $^1/_{681200}$ грана (0,0000937 мг); повидимому, это количество азотнокислого аммония

близко к самому малому, которого достаточно, чтобы вызвать загибание отдельного щупальца.

Так как отрицательные результаты имеют значение для подтверждения вышеприведенных положительных, восемь листьев были погружены попрежнему, каждый отдельно, в тридцать минимов раствора, одна часть на 175000 частей воды (1 гран на 400 унций), так что на каждый лист пришлось только по $^1/_{6\,00}$ грана (0,0101 мг). Это ничтожное количество оказало очень слабое действие только на четыре листа из восьми. У одного загнулись пятьдесят шесть щупалец через 2 часа 13 минут; у второго загнулось или начало загибаться двадцать шесть через 38 минут, у третьего загнулось восемнадцать через 1 час, у четвертого десять через 35 минут. Четыре остальные листа не обнаружили ни малейшей реакции. Из восьми соответствующих листьев в воде у одного через 2 часа 10 минут загнулось девять щупалец, а у четырех следующих от одного до четырех щупалец с длинными головками; остальные три не обнаружили реакции. Итак, $^1/_{6100}$ грана, данная чувствительному листу при теплой погоде, может быть, оказывает легкое действие; но мы не должны упускать из виду, что и вода иногда вызывает такую же степень загибания, какая обнаружилась в последнем опыте.

Обзор опытов с азотнокислым аммонием.— Железки пластинки, при раздражении их каплей в полминима (0,0296 куб. см), содержащей $^1/_{2400}$ грана азотнокислого аммония (0,027 мг), передают двигательный импульс внешним щупальцам, заставляя их загибаться внутрь. Если крошечную каплю, содержащую $^1/_{28800}$ грана (0,00225 мг), держать несколько секунд в соприкосновении с железкой, она вызывает загибание щупальца, несущего эту железку. Если лист оставить на несколько часов, а иногда всего на несколько минут погруженным в раствор такой крепости, что каждая железка может поглотить только $^1/_{691200}$ грана (0.0000937 мг), то этого малого количества достаточно, чтобы привести каждое щупальце в движение, и оно плотно пригибается.

Фосфорнокислый аммоний

Эта соль действует энергичнее азотнокислого аммония; своею активностью она превосходит последнюю соль еще в большей степени, чем азотнокислый аммоний превосходит углекислый. Это доказывается действием более слабых растворов фосфорнокислого аммония, при помещении капель их на пластинки, или при соприкосновении капель с железками внешних щупалец, или при погружении листьев в растворы. Различие в активности этих трех солей, определенное тремя различными способами, подтверждает результаты, которые сейчас будут приведены и которые так неожиданны, что их достоверность нуждается во всевозможных подтверждениях. В 1872 году я произвел опыты над двенадцатью листьями, погружая каждый из них только в десять минимов раствора; но этот способ был нехорош, ибо такое малое количество едва покрывало листья. Поэтому ни один из этих опытов не будет приведен, хотя они указывают, какие мельчайшие дозы оказывают действие. Перечитывая свои заметки в 1873 году, я совершенно им не поверил и решил произвести другой ряд особенно тщательных опытов по тому же плану, по которому были сделаны опыты с азотнокислым аммонием: именно — помещая листья на часовые стеклышки, наливая на каждый лист тридцать минимов испытуемого раствора и в то же время действуя так же на другие листья дистиллированной водой, которая употреблялась для приготовления растворов. В течение 1873 года были произве-

дены такие опыты над семьюдесятью одним листом в растворах различной крепости и над тем же числом их в воде. Несмотря на принятые предосторожности и на многочисленность сделанных опытов, в следующем году, когда я только посмотрел на результаты, не перечитывая своих заметок, я опять подумал, что наверно произошла какая-нибудь ошибка. Я сделал тридцать пять новых опытов с самыми слабыми растворами; но результаты получились столь же ясные. Всего было испытано 106 тщательно отобранных листьев как в воде, так и в растворах фосфорнокислого аммония. Итак, после самого внимательного обсуждения, я не могу сомневаться в полной точности моих результатов.

Прежде чем приводить мои опыты, может быть, будет полезно упомянуть, что кристаллический фосфорнокислый аммоний, который я употреблял, содержит 35,33% кристаллизационной воды; следовательно, во всех следующих опытах деятельные элементы составляли только 64,67% употребленной соли.

Чрезвычайно мелкие частицы сухого фосфорнокислого аммония помещались концом иглы на выделение, окружавшее несколько желёзок. Последние начинали изливать обильное выделение, чернели и наконец отмирали; но щупальца двигались лишь слегка. Как ни мала была доза, она, очевидно, оказалась чересчур велика, и результат был тот же, что и при употреблении частиц углекислого аммония.

На пластинки трех листьев было помещено по полминима раствора (одна часть соли в 437 частях воды); действие было очень энергично, вызвав пригибание щупалец у одного листа через 15 минут и значительное загибание внутрь всех трех пластинок через 2 часа 15 минут. Подобные же капли раствора, одна часть соли на 1312 частей воды (1 гран на 3 унции), были затем помещены на пластинки пяти листьев, так что каждый лист получил $1/_{2880}$ грана (0,0225 мг). Через 8 часов щупальца четырех из них значительно загнулись, а через 24 часа загнулись и пластинки у трех листьев. Через 48 часов все пять листьев почти вполне расправились. Можно упомянуть, что на пластинке одного из этих листьев предварительно 24 часа пролежала капля воды, но не оказала действия и что она не совсем еще высохла, когда был прибавлен раствор.

Подобные же капли раствора одной части соли в 1750 частях воды (1 гран на 4 унции) были затем помещены на пластинки шести листьев; таким образом, каждый лист получил $1/_{3840}$ грана (0,0169 мг); через 8 часов у трех листьев загнулось много щупалец и пластинки; у двух следующих слегка загнулось только несколько щупалец; шестой лист не обнаружил никакой реакции. Через 24 часа у большей части листьев загнулось еще по нескольку щупалец, но один лист начал расправляться. Итак, мы видим, что для более чувствительных листьев $1/_{3840}$ грана, поглощенной центральными желёзками, достаточно, чтобы вызвать загибание многих внешних щупалец и пластинок, тогда как $1/_{1920}$ грана углекислого аммония, данного таким же способом, не оказала действия, а $1/_{2880}$ грана азотнокислого аммония было едва достаточно для ясно выраженного действия.

Крошечная капля, приблизительно в $1/_{20}$ минима, раствора фосфорнокислого аммония, одна часть соли на 875 частей воды, была приложена к выделению трех желёзок, из которых, следовательно, на каждую пришлось только $1/_{57600}$ грана (0,00112 мг), и все три щупальца загнулись; затем был сделан опыт над тремя листьями с такими же каплями раствора одной части соли на 1312 частей воды (1 гран на 3 унции); я прикладывал каплю к четырем желёзкам одного и того же листа. На первом листе три щупальца слегка загнулись через 6 минут и выпрямились через 8 часов 45 минут. На втором листе два щупальца слабо загнулись через 12 минут. На третьем же листе все четыре щупальца заметно загнулись через 12 минут; они пробыли в таком положении 8 часов 30 минут, но к следующему утру вполне выпрямились. В последнем случае каждая желёзка могла получить только $1/_{115200}$ грана

(0,000563 мг). Наконец, был произведен опыт с подобными же каплями раствора одной части соли в 1750 частях воды (1 гран на 4 унции) над пятью листьями; я прикладыва лкаплю к четырем железкам одного и того же листа. На трех листьях щупальца не обнаружили ни малейшего действия; у четвертого листа два щупальца загнулись, тогда как у пятого, который случайно оказался очень чувствительным, все четыре щупальца явственно загнулись через 6 часов 15 минут, но только одно осталось загнутым дольше 24 часов. Впрочем, следует заметить, что в этом случае булавочная головка захватила каплю, более крупную, чем обыкновенно. Каждая из этих железок могла получить немногим больше, чем $^{1}/_{15360}$ грана (или 0,000423 мг), но этого малого количества было достаточно, чтобы вызвать загибание. Мы не должны забывать, что эти капли соприкасались с липким выделением только от 10 до 15 секунд, а мы имеем веские основания полагать, что весь находившийся в растворе фосфорнокислый аммоний не мог продиффундировать и быть поглощенным за это время. Мы видели, что при тождественных условиях поглощение железкой $^{1}/_{19200}$ грана углекислой соли и $^{1}/_{57600}$ грана азотнокислой не вызывало загибания щупальца, соответствующего этой железке; итак, и в этом случае фосфорнокислая соль действует гораздо сильнее первых двух солей.

Теперь мы обратимся к 106 опытам над погруженными листьями. Убедившись посредством неоднократных опытов, что растворы умеренной крепости действуют в высшей степени энергично, я прежде всего положил шестнадцать листьев порознь в тридцать минимов раствора, одна часть соли на 43450 частей воды (1 гран на 100 унций), так что на каждый лист пришлось по $^{1}/_{1600}$ грана, или 0,04058 мг. У одиннадцати из этих листьев почти все щупальца или значительное число их загнулись через 1 час, а у двенадцатого листа — через 3 часа. У одного из этих одиннадцати листьев все без исключения щупальца загнулись через 50 минут. Два листа из шестнадцати обнаружили лишь умеренное действие, однако больше любого листа из одновременно погруженных в воду; остальные два листа, которые были бледны, почти вовсе не реагировали. Из шестнадцати соответствующих листьев, находившихся в воде в продолжение 5 часов, у одного загнулось девять щупалец, у другого — шесть, еще у двух — по два. Таким образом, по внешнему виду обе группы представляли чрезвычайно резкий контраст.

Восемнадцать листьев были погружены, каждый отдельно, в тридцать минимов раствора, одна часть соли на 87500 частей воды (1 гран на 200 унций); следовательно, на каждый лист пришлось по $^{1}/_{3200}$ грана (0,0202 мг). Четырнадцать из них сильно загнулись через 2 часа, а некоторые через 15 минут; три из восемнадцати лишь слегка реагировали, так как у них загнулись двадцать одно, девятнадцать и двенадцать щупалец; один лист не обнаружил никакого действия. Случайно одновременно с ними было погружено в воду только пятнадцать листьев вместо восемнадцати; я наблюдал их 24 часа; у одного загнулось шесть, у другого — четыре, у третьего — два внешних щупальца; остальные не обнаружили никакой реакции.

Следующий опыт был произведен при очень благоприятных условиях, так как день (8 июля) был очень теплый, и мне случайно попались необыкновенно хорошие листья. Пять листьев было погружено, как и прежде, в раствор, одна часть соли на 131250 частей воды (1 гран на 300 унций), так что на каждый лист пришлось по $^{1}/_{4800}$ грана, или 0,0135 мг. Пробыв в растворе 25 минут, все пять листьев сильно загнулись. Через 1 час 25 минут у одного листа загнулись все щупальца, кроме восьми; у второго — все, кроме трех; у третьего — все, кроме пяти; у четвертого — все, кроме двадцати трех; у пятого, наоборот, загнулось всего двадцать четыре щупальца. Из пяти соответствующих листьев в воде у одного загнулось семь щупалец, у второго — два, у третьего — десять, у четвертого — одно, у пятого — ни одного. Заметим, какой контраст представляют эти листья с теми, которые лежали в растворе. Я сосчитал железки на втором листе в растворе: их было 217; предпола-

гая, что три незагнувшихся щупальца ничего не поглотили, мы находим, что каждая из остальных 214 железок могла поглотить только $^1/_{102200}$ грана, или 0,0000631 мг. На третьем листе было 236 железок; вычтем те пять, которые не загнулись: каждая из остальных 231 железок могла поглотить только $^1/_{118800}$ грана (или 0,0000584 мг), и этого количества было достаточно, чтобы вызвать загибание щупалец.

Был сделан опыт, подобный предыдущим, над двенадцатью листьями в растворе одной части соли на 175000 частей воды (1 гран на 400 унций), так что каждый лист получил $^1/_{6100}$ грана (0,0101 мг). Мои растения в это время находились в плохом состоянии, многие листья были молоды и бледны. Но все-таки у двух из них менее чем через 1 час плотно загнулись все щупальца, кроме трех или четырех. Семь в значительной степени реагировали, одно в течение 1 часа, другие только через 3 часа, 4 часа 30 минут и 8 часов; такое медленное действие можно приписать молодости и бледности листьев. У четырех из этих девяти листьев пластинки хорошо загнулись, у пятого — слегка. Остальные три листа не обнаружили действия. Что касается двенадцати соответствующих листьев в воде, то ни одна пластинка не загнулась; через 1—2 часа у одного загнулось тринадцать внешних щупалец, у второго — шесть, у четырех других — по одному или по два. Через 8 часов загибание внешних щупалец более не усиливалось, тогда как это усиление происходило у листьев, лежавших в растворе. В моих записках отмечено, что спустя эти 8 часов при сравнении обеих групп невозможно было усомниться хотя бы на мгновение в действии раствора.

У двух из вышеуказанных листьев в растворе все щупальца, кроме трех и четырех, загнулись в течение часа. Я сосчитал их железки и, исходя из прежних оснований, нашел, что каждая железка у одного листа могла поглотить только $^1/_{1161600}$, а у другого только $^1/_{1472000}$ грана фосфорнокислого аммония.

Двадцать листьев были погружены, как обыкновенно, каждый отдельно, в тридцать минимов раствора одной части соли в 218750 частях воды (1 гран на 500 унций). Я производил опыт над таким большим числом листьев потому, что мне тогда казалось невероятным, чтобы раствор слабее предыдущего мог оказать действие. На каждый лист пришлось по $^1/_{8000}$ грана, или 0,0081 мг. Первые восемь листьев, над которыми я производил наблюдение и в растворе и в воде, были или молоды и бледны, или слишком стары; погода была не жаркая. Они почти не обнаружили реакции; тем не менее исключить их было бы неправильно. Затем я выждал получения восьми пар хороших листьев и наступления благоприятной погоды: температура комнаты, в которой находились погруженные листья, колебалась между 75° и 81° (23,8° и 27,2° C). Во время другого опыта с четырьмя парами (из вышеприведенных двадцати пар) температура моей комнаты была довольно низка, около 60° (15,5° C), но растения пробыли несколько дней в очень теплой оранжерее и потому стали крайне чувствительными. Этот ряд опытов был произведен с особыми предосторожностями: химик отвесил для меня гран на превосходных весах, а свежая вода, которую мне дал профессор Франкленд, была тщательно отмерена. Листья были выбраны с большого числа растений следующим образом: четыре лучших листа были погружены в воду, четыре ближайших по достоинству — в раствор, и так далее, пока не набралось двадцать пар. Итак экземпляры, лежавшие в воде, имели маленькое преимущество, однако они не обнаружили загибания более сильного, чем в предыдущих случаях, при сравнении с листьями в растворе.

Из двадцати листьев, лежавших в растворе, одиннадцать загнулись в течение 40 минут: восемь — явственно, три — довольно сомнительно, но у последних загнулось, по крайней мере, по двадцати внешних щупалец. Так как раствор был очень слаб, загибание, кроме № 1, происходило гораздо медленнее, чем в предыдущих опытах. Я привожу состояние одиннадцати значительно загнувшихся листьев через определенные промежутки времени, постоянно считая от начала погружения:

(1). Уже через 8 минут большое число щупалец загнулось, а через 17 минут загнулись все, кроме пятнадцати; через 2 часа все, кроме восьми, загнулись или

явственно начали загибаться. Через 4 часа щупальца начали выпрямляться; такое быстрое выпрямление необычно; через 7 часов 30 минут они почти вполне выпрямились.

(2). Через 39 минут загнулось большое число щупалец; через 2 часа 18 минут загнулись все, кроме двадцати пяти; через 4 часа 17 минут загнулись все, кроме шестнадцати. Лист пробыл в таком положении многие часы.

(3). Через 12 минут — значительная степень загибания; через 4 часа все щупальца загнулись, кроме двух внешних рядов, и лист некоторое время оставался в таком положении; через 23 часа он начал выпрямляться.

(4). Через 40 минут — значительное загибание; через 4 часа 13 минут загнулось не меньше половины щупалец; через 23 часа они все еще были слегка загнуты.

(5). Через 40 минут — значительное загибание; через 4 часа 22 минуты загнулась половина щупалец; через 23 часа они еще оставались слегка загнутыми.

(6). Через 40 минут — некоторое загибание; через 2 часа 18 минут загнулось около двадцати восьми внешних щупалец; через 5 часов 20 минут загнулось около трети щупалец; через 8 часов многие выпрямились.

(7). Через 20 минут — некоторое загибание; через 2 часа значительное число щупалец загнулось; через 7 часов 45 минут они начали выпрямляться.

(8). Через 38 минут загнулось двадцать восемь щупалец; через 3 часа 45 минут — тридцать три, причем большинство щупалец близ края начало загибаться; это продолжалось два дня; затем часть их стала выпрямляться.

(9). Через 38 минут загнулось сорок два щупальца; через 3 часа 12 минут загнулось или начало загибаться шестьдесят шесть; через 6 часов 40 минут загнулись или начали загибаться все, кроме двадцати четырех; через 9 часов 40 минут загнулись все, кроме семнадцати; через 24 часа загнулись или начали загибаться все, кроме четырех, причем плотно пригнуты были лишь немногие; через 27 часов 40 минут загнулась пластинка. Лист оставался в таком виде два дня, а затем начал расправляться.

(10). Через 38 минут загнулось двадцать одно щупальце; через 3 часа 12 минут сорок шесть щупалец загнулись или начали загибаться; через 6 часов 40 минут загнулись все, кроме семнадцати, хотя ни одно не пригнулось плотно; через 24 часа все щупальца были слегка загнуты внутрь; через 27 часов 40 минут пластинка сильно загнулась; это продолжалось два дня, затем щупальца и пластинка очень медленно расправились.

(11). На этом отличном, темнокрасном и довольно старом листе было необыкновенно много щупалец (именно 252), хотя он был не очень велик; он вел себя аномально. Через 6 часов 40 минут загнулись только короткие, окружающие внешнюю часть пластинки щупальца, образуя кольцо, что так часто случается через 8—24 часа с листьями как в воде, так и в более слабых растворах. Но через 9 часов 40 минут загнулись все внешние щупальца, кроме двадцати пяти, а также резко загнулась и пластинка. 24 часа спустя все щупальца, кроме одного, были плотно пригнуты, а пластинка совершенно сложилась пополам. В таком виде лист пробыл два дня, а затем начал расправляться. Могу прибавить, что три последние листа (№№ 9, 10, и 11) оставались еще слегка загнутыми три дня спустя. Лишь у немногих из этих одиннадцати листьев щупальца пригибались плотно в такой же короткий срок, как при предыдущих опытах с более крепкими растворами.

Теперь обратимся к двадцати соответствующим листьям в воде. У девяти не пригнулось ни одного внешнего щупальца; у девяти других пригнулось от одного до трех щупалец; эти последние выпрямились через 8 часов. Остальные два листа обнаружили умеренное действие: у одного шесть щупалец было загнуто через 34 минуты, у другого — двадцать три через 2 часа 12 минут; оба оставались в таком положении 24 часа. Ни у одного из этих листьев пластинка не загнулась. Итак, контраст между двадцатью листьями в воде и двадцатью листьями

в растворе был очень резок как в продолжение первого часа, так и по истечении 8—12 часов.

Что касается листьев в растворе, железки на листе № 1, у которого через 2 часа были загнуты все щупальца, кроме восьми, были сосчитаны, и их оказалось 202. Если вычесть эти восемь, то каждая железка могла получить только $^1/_{155200}$ грана (0,0000411 мг) фосфорнокислого аммония. На листе № 9 было 213 щупалец; все они, за исключением четырех, были пригнуты через 24 часа, но ни одно не пригнулось плотно; пластинка тоже загнулась; каждая железка могла получить только $^1/_{1672000}$ грана или 0,0000387 мг. Наконец, на листе № 11, у которого через 24 часа плотно пригнулись все щупальца, кроме одного, а также загнулась пластинка, было необычайно много щупалец — 252; исходя из прежних оснований, мы находим, что каждая железка могла поглотить только $^1/_{2008000}$ грана, или 0,0000322 мг.

Относительно следующих опытов я должен предварительно указать, что листья, помещенные как в растворы, так и в воду, были взяты с растений, которые пробыли зиму в очень теплой оранжерее. Вследствие этого они приобрели крайнюю чувствительность; это доказывалось тем,что вода раздражала их гораздо сильнее, чем в предшествующих опытах. Прежде чем приводить мои наблюдения, может быть, полезно напомнить читателю, что, судя по тридцати одному отличному листу, среднее число щупалец равнялось 192, и что число внешних, или наружных, щупалец, движения которых только и имеют значение, относится к числу коротких щупалец на пластинке приблизительно как шестнадцать к девяти.

Четыре листа были погружены, как и раньше, каждый отдельно, в тридцать минимов раствора, одна часть соли на 328125 частей воды (1 гран на 750 унций). На каждый лист пришлось таким образом по $^1/_{12800}$ грана (0,0054 мг) соли; все четыре листа сильно загнулись.

(1). Через 1 час все внешние щупальца, кроме одного, были пригнуты, пластинка тоже сильно загнулась; через 7 часов они начали выпрямляться.

(2). Через 1 час все внешние щупальца, кроме восьми, были пригнуты; через 12 часов все они выпрямились.

(3). Через 1 час значительное загибание; через 2 часа 30 минут пригнуты все щупальца, кроме тридцати шести; через 6 часов пригнуты все, кроме двадцати двух, через 12 часов щупальца отчасти выпрямились.

(4). Через 1 час пригнуты все щупальца, кроме тридцати двух; через 2 часа 30 минут — все, кроме двадцати одного; через 6 часов они почти выпрямились.

Четыре соответствующих листа в воде:

(1). Через 1 час загнуто сорок пять щупалец, но через 7 часов их выпрямилось так много, что только десять оставались сильно загнутыми.

(2). Через 1 час семь щупалец пригнулись; они почти выпрямились через 6 часов.

(3) и (4). Не обнаружили действия, кроме того, что через 11 часов короткие щупальца, сидящие по краям пластинки, образовали кольцо, как обычно.

Итак, не может быть сомнения в действии вышеуказанного раствора; из этого следует, как и раньше, что каждая железка у № 1 могла поглотить только $^1/_{2412000}$ грана (0,0000268 мг), а у № 2 только $^1/_{2460000}$ грана (0,0000263 мг) фосфорнокислой соли.

Семь листьев, каждый отдельно, были погружены в тридцать минимов раствора, одна часть соли на 437500 частей воды (1 гран на 1000 унций). Таким образом, лист получил $^1/_{16000}$ грана (0,00405 мг) День был теплый, а листья были превосходны; итак, все условия благоприятствовали.

(1). Через 30 минут все внешние щупальца, кроме пяти, были пригнуты и большинство их плотно; через 1 час пластинка слегка загнута; через 9 часов 30 минут они начали расправляться.

(2). Через 33 минуты все внешние щупальца, кроме двадцати пяти, загнулись, а также слегка загнулась пластинка; через 1 час 30 минут пластинка была загнута сильно и оставалась в таком положении 24 часа, но некоторые щупальца к этому времени выпрямились.

(3). Через 1 час все щупальца, кроме двенадцати, были пригнуты; через 2 часа 30 минут — все, кроме девяти; из загнувшихся щупалец все, кроме четырех, были загнуты плотно; пластинка загнулась слегка. Через 8 часов пластинка была совершенно перегнута пополам, и теперь все щупальца, кроме восьми, были плотно пригнуты. Лист оставался в таком положении два дня.

(4). Через 2 часа 20 минут пригнулись только пятьдесят девять щупалец, но спустя 5 часов плотно пригнулись все щупальца, кроме двух, которые не реагировали, и одиннадцати, которые пригнулись лишь слегка; через 7 часов пластинка была значительно загнута; через 12 часов наступило сильное выпрямление.

(5). Через 4 часа были пригнуты все щупальца, кроме четырнадцати; через 9 часов 15 минут они начали выпрямляться.

(6). Через 1 час было пригнуто тридцать шесть щупалец; через 5 часов пригнуты все, кроме пятидесяти четырех; через 12 часов значительное выпрямление.

(7). Через 4 часа 30 минут было пригнуто или начало пригибаться только тридцать пять щупалец, и это слабое загибание больше не усилилось.

Переходим к семи соответствующим листьям в воде:

(1). Через 4 часа было пригнуто тридцать восемь щупалец, но через 7 часов они выпрямились, за исключением шести.

(2). Через 4 часа 20 минут двадцать было загнуто; через 9 часов они отчасти выпрямились.

(3). Через 4 часа было загнуто пять щупалец, которые начали выпрямляться через 7 часов.

(4). Через 24 часа загнуто одно щупальце.

(5), (6) и (7). Несмотря на 24-часовое наблюдение, не обнаружили никакого действия, за исключением коротких щупалец по краям пластинки, образовавших, как обыкновенно, кольцо.

Сравнение листьев в растворе, особенно первых пяти или даже шести листьев списка, с листьями в воде через 1 час или через 4 часа, а еще в большей степени через 7 или 8 часов, не могло оставить ни малейшего сомнения в том, что раствор оказал сильное действие. Оно доказывалось не только гораздо бо́льшим числом пригнувшихся щупалец, но и степенью или плотностью их пригибания, а также загибанием пластинок. А между тем каждая железка листа № 1 (на котором было 255 железок, и все они, кроме пяти, загнулись через 30 минут) не могла получить более одной четырехмиллионной грана (0,0000162 мг) соли. Далее, каждая железка листа № 3 (на котором было 233 железки, пригнувшихся, за исключением девяти, через 2 часа 30 минут) могла получить никак не больше $^1/_{3584000}$ грана, или 0,0000181 мг.

Четыре листа были погружены, как и раньше, в раствор одной части соли в 656250 частях воды (1 гран на 1500 унций); но на этот раз мне случайно попались листья, обладавшие очень малой чувствительностью, подобно тому как в других случаях мне попадались листья необыкновенно чувствительные. Через 12 часов листья обнаружили реакцию не более сильную, чем четыре соответствующие листа в воде; но 24 часа спустя они загнулись несколько больше. Однако такие данные лишены доказательной силы.

Двенадцать листьев были погружены, каждый отдельно, в тридцать минимов раствора, одна часть соли на 1 312 500 частей воды (1 гран на 3000 унций); следовательно, на каждый лист пришлось по $^1/_{48000}$ грана (0,00135 мг). Эти листья находи-

лись не в очень хорошем состоянии: четыре из них были слишком стары и имели темнокрасный цвет; четыре были слишком бледны, однако на одном из последних действие обнаружилось хорошо; остальные четыре, насколько можно было судить по виду, находились в превосходном состоянии. Результат был следующий:

(1). Этот лист был бледен; через 40 минут было пригнуто около тридцати восьми щупалец; через 10 часов 15 минут пригнулись все щупальца, кроме семнадцати, а пластинка совсем сложилась пополам; через 24 часа все щупальца, кроме десяти, были более или менее пригнуты. Большинство их загнулось плотно, но двадцать пять было загнуто лишь слегка.

(2). Через 1 час 40 минут было загнуто двадцать пять щупалец; через 6 часов загнулись все, кроме двадцати одного; через 10 часов более или менее загнулись все, кроме шестнадцати; через 24 часа они выпрямились.

(3). Через 1 час 40 минут было загнуто тридцать пять; через 6 часов — «большое число» (цитирую свою собственную записную книжку), но за недостатком времени я не сосчитал их; через 24 часа они выпрямились.

(4). Через 1 час 40 минут загнулось около тридцати; через 6 часов — «большое число по всему листу» было загнуто, но я не сосчитал их; через 10 часов началось выпрямление.

От (5) до (12). Эти листья загнулись не сильнее, чем листья загибаются часто в воде: у них загнулось соответственно 16, 8, 10, 8, 4, 9, 14 и 0 щупалец. Впрочем, два из этих листьев были замечательны тем, что через 6 часов у них слегка загнулись пластинки.

Что касается двенадцати соответствующих листьев в воде, то у (1) через 1 час 35 минут загнулось пятьдесят щупалец, но через 11 часов остались загнутыми только двадцать два; они составляли группу, причем в этом месте пластинка слегка загнулась; повидимому, этот лист был как-нибудь случайно раздражен, например, частицей животного вещества, растворенной в воде; (2)—через 1 час 45 минут загнулось тридцать два щупальца, но через 5 часов 30 минут остались загнутыми только двадцать пять; все они выпрямились через 10 часов; (3) — через 1 час загнуто двадцать пять, через 10 часов 20 минут все они выпрямились; (4) и (5) — через 1 час 35 минут загнуто шесть и семь щупалец, которые выпрямились через 11 часов; (6), (7) и (8) — загнуто от одного до трех щупалец, которые скоро выпрямились; (9), (10), (11) и (12) — не загнулось ни одного, несмотря на 24-часовое наблюдение.

При сравнении состояния двенадцати листьев в воде с состоянием листьев в растворе не могло быть сомнения в том, что в растворе загнулось большее число щупалец и притом в большей степени; но эти данные далеко не так убедительны, как в предыдущих опытах с более крепкими растворами. Заслуживает внимания то обстоятельство, что загибание у четырех листьев в растворе усиливалось в течение первых 6 часов, а у некоторых листьев еще дольше; тогда как в воде у трех листьев, обнаруживших наибольшее действие, а также у всех прочих, загибание начало уменьшаться за тот же промежуток времени. Замечательно также, что у трех листьев в растворе слегка загнулись пластинки, с листьями же в воде это бывает крайне редко, хотя в легкой степени это случилось с одним листом (№ 1), который, повидимому, испытал какое-то случайное раздражение. Все это показывает, что раствор оказал некоторое действие, хотя меньшее и гораздо более медленное, чем в предыдущих случаях. Впрочем, слабость оказанного действия может в значительной степени быть объяснена тем, что бо́льшая часть листьев находилась в плохом состоянии.

На листе № 1, находившемся в растворе, было 200 железок, и он получил $^1/_{48000}$ грана соли. Если вычесть семнадцать незагнувшихся щупалец, то каждая

железка могла поглотить только $^1/_{8781000}$ грана (0,00000138 мг). Это количество вызвало значительное загибание щупальца, несущего железку. Пластинка тоже была загнута.

Наконец, восемь листьев были погружены, каждый отдельно, в тридцать минимов раствора фосфорнокислого аммония, одна часть на 21875000 частей воды (1 гран на 5000 унций). Таким образом, на каждый лист пришлось по $^1/_{80.00}$ грана соли, или 0,00081 мг. Я особенно тщательно выбрал в оранжерее лучшие листья как для погружения в раствор, так и для воды; почти все они оказались чрезвычайно чувствительными. Начинаю попрежнему с листьев в растворе:

(1). Через 2 часа 30 минут загнулись все щупальца, кроме двадцати двух, но некоторые из них слегка; пластинка была сильно загнута; через 6 часов 30 минут загнуты все, кроме тридцати, и пластинка — очень сильно; лист оставался в таком виде 48 часов.

(2). Без изменения в первые 12 часов, но 24 часа спустя все щупальца загнуты, кроме щупалец самого наружного ряда, из которых загнулось только одиннадцать. Загибание продолжало усиливаться, и через 48 часов пригнулись все щупальца, кроме трех; большинство довольно плотно, четыре или пять лишь слегка.

(3). Без изменения первые 12 часов, но через 24 часа были пригнуты слегка все щупальца, кроме самого наружного ряда, причем загнулась и пластинка. Через 36 часов пластинка была сильно загнута, и загнулись или начали загибаться все щупальца, кроме трех. Через 48 часов лист оставался в том же положении.

С (4) по (8). У этих листьев через 2 часа 30 минут загнулось соответственно 32, 17, 7, 4 и 0 щупалец, большинство которых через несколько часов выпрямилось, за исключением № 4, у которого тридцать два щупальца оставались загнутыми 48 часов.

Обращаемся к восьми соответствующим листьям в воде:

(1). Через 2 часа 40 минут было загнуто двадцать внешних щупалец, из которых пять выпрямились через 6 часов 30 минут. Через 10 часов 15 минут произошло совершенно необычное обстоятельство, а именно: вся пластинка слегка загнулась к черешку и оставалась в таком положении 48 часов. Внешние щупальца, кроме трех или четырех самых наружных рядов, также были теперь пригнуты в необычной степени.

От (2) по (8). У этих листьев через 2 часа 40 минут загнулось соответственно 42, 12, 9, 8, 2, 1 и 0 щупалец; все они выпрямились в течение 24 часов, а большинство — гораздо раньше.

Когда обе группы из восьми листьев в растворе и в воде были сравнены по прошествии 24 часов, они, без сомнения, весьма различались своим видом. Немногие щупальца, которые были загнуты на листьях в воде, к этому времени выпрямились, за исключением одного листа: последний представлял собою крайне необычайный случай некоторого загибания пластинки, хотя в значительно меньшей степени, чем у двух листьев в растворе. Из этих последних листьев у № 1 почти все щупальца вместе с пластинкой загнулись после того, как пробыли в растворе 2 часа 30 минут. Листья № 2 и № 3 гораздо медленнее поддались действию, но через 24—48 часов почти все щупальца их были плотно пригнуты, а у одного совершенно сложилась вдвое пластинка. Итак, мы должны допустить, как бы мало вероятным ни представлялся этот факт сначала, что такой крайне слабый раствор подействовал на более чувствительные листья, из которых каждый получил только $^1/_{80000}$ грана (0,00081 мг) фосфорнокислого аммония. Далее, на листе № 3 было 178 щупалец; если вычесть три незагнувшиеся, то каждая железка могла поглотить только $^1/_{14000000}$ грана, или 0,00000463 мг. На листе № 1, который обнаружил сильное действие через 2 часа 30 минут и у которого все внешние щупальца, кроме тринадцати, загнулись через 6 часов 30 минут, было 260 щупалец; рассуж-

дая. как и в предыдущем случае, находим, что каждая железка могла поглотить только $^1/_{19760000}$ грана, или 0,00000328 мг; этого крайне малого количества было достаточно, чтобы вызвать сильное загибание всех щупалец, несущих эти железки. Пластинка также загнулась.

Обзор опытов с фосфорнокислым аммонием.— Железки пластинки, при раздражении каплей в полминима (0,0296 куб. см), содержащей $^1/_{3840}$ грана (0,0169 мг) этой соли, передают двигательный импульс внешним щупальцам, заставляя их загибаться внутрь. Если крошечную каплю, заключающую в себе $^1/_{153600}$ грана (0,000423 мг), держать несколько секунд в соприкосновении с железкой, то эта капля вызывает загибание щупальца, несущего железку. Если погрузить лист на несколько часов, а иногда и на более короткое время, в раствор настолько слабый, что каждая железка может поглотить только $^1/_{19760000}$ грана (0,00000328 мг), то этого достаточно для приведения щупальца в движение, так что оно плотно пригибается; иногда загибается также пластинка. В общих итогах этой главы будет прибавлено несколько замечаний, показывающих, что действие таких мельчайших доз менее невероятно, чем должно казаться сначала.

Сернокислый аммоний.— Немногие опыты, сделанные с этою и следующими пятью аммиачными солями, были предприняты только для того, чтобы узнать, вызывают ли они загибание. На пластинки семи листьев было помещено по полминима раствора одной части сернокислого аммония в 437 частях воды, так что на каждый лист пришлось по $^1/_{960}$ грана, или 0,0675 мг. Через 1 час сильно загнулись щупальца у пяти из них и пластинка у одного. Дальнейших наблюдений над листьями сделано не было.

Лимоннокислый аммоний.— На пластинки шести листьев было помещено по полминима раствора одной части соли в 437 частях воды. Через 1 час короткие внешние щупальца вокруг пластинок слегка пригнулись, причем железки на пластинках почернели. Через 3 часа 25 минут у одного листа загнулась пластинка, но не пригнулось ни одного из внешних щупалец. Все листья оставались в продолжение дня приблизительно в том же положении; впрочем, щупальца близ края загибались все более и более. Через 23 часа у трех листьев были несколько загнуты пластинки, и щупальца близ края у всех листьев загнулись значительно, но ни у одного листа не реагировали два, три или четыре внешних ряда. Я редко видал подобные случаи, если не считать действия травяного отвара. Железки на пластинках вышеупомянутых листьев, бывшие по прошествии первого часа почти черными, теперь, через 23 часа, были очень бледны. Далее, я сделал опыт над четырьмя листьями, получившими по полминима более слабого раствора, одна часть соли на 1312 частей воды (1 гран на 3 унции); таким образом, на каждый лист пришлось по $^1/_{2880}$ грана (0, 0225 мг). Через 2 часа 18 минут железки на пластинке были очень темного цвета; через 24 часа два листа обнаружили легкое действие; остальные два — никакого.

Уксуснокислый аммоний.— На пластинки двух листьев было помещено по полминима раствора, приблизительно одна часть соли на 109 частей воды; оба они через 5 часов 30 минут обнаружили действие, а через 23 часа все щупальца были плотно пригнуты.

Щавелевокислый аммоний.— На два листа было помещено по полминима раствора одной части соли в 218 частях воды; оба они через 7 часов загнулись умеренно, а через 23 часа — сильно. Над двумя другими листьями был сделан опыт с более слабым раствором: одна часть соли на 437 частей воды; один лист был сильно загнут через 7 часов, другой загнулся только через 30 часов.

Виннокаменнокислый аммоний.— На пластинки пяти листьев было помещено по полминима раствора одной части соли в 437 частях воды. Через 31 минуту появились признаки загибания внешних щупалец у некоторых листьев; через 1 час загибание всех листьев стало явственнее, но щупальца не пригнулись плотно. Через 8 часов 30 минут они начали выпрямляться. На следующее утро, 23 часа спустя, все щупальца вполне выпрямились, кроме одного, которое еще оставалось слегка загнутым. В этом и следующем случае замечательна краткость периода загибания.

Хлористый аммоний.— На пластинки шести листьев было помещено по полминима раствора одной части соли в 437 частях воды. Явственное загибание внешних и близких к краю щупалец было заметно через 25 минут; оно усиливалось в продолжение следующих трех или четырех часов, но резко не проявилось. Уже через 8 часов 30 минут щупальца начали выпрямляться и к следующему утру, через 24 часа, вполне выпрямились на четырех листьях, но на двух еще оставались слегка загнутыми.

Общий обзор и заключительные замечания относительно аммиачных солей.— Итак, мы видели, что все девять аммиачных солей, с которыми были произведены опыты, вызывают загибание щупалец, а часто и листовой пластинки. Насколько можно судить по беглым опытам с последними шестью солями, лимоннокислый аммоний наименее активен, а фосфорнокислый аммоний далеко превосходит другие соли энергией действия. Виннокаменнокислый и хлористый аммоний замечательны непродолжительностью своего действия. Сравнительная энергия действия углекислого, азотнокислого и фосфорнокислого аммония выражена в следующей таблице, причем приведены самые малые количества, которых достаточно, чтобы вызвать пригибание щупалец.

Способ, которым были даны растворы	Углекислый аммоний	Азотнокислый аммоний	Фосфорнокислый аммоний
Помещены на железки пластинки для косвенного действия на внешние щупальца	1/960 грана, или 0,0675 мг	1/2400 грана, или 0,027 мг	1/3840 грана, или 0,0169 мг
Приложены на несколько секунд прямо к железке внешнего щупальца	1/14400 грана, или 0,00445 мг	1/28800 грана, или 0,0025 мг	1/153600 грана, или 0,000423 мг
Лист погружен на время, достаточное для поглощения каждой железкой всего доступного ей количества	1/268800 грана, или 0,00024 мг	1/691200 грана, или 0,0000937 мг	1/19760000 грана, или 0,00000328 мг
Железкой поглощено количество, которого достаточно, чтобы вызвать аггрегацию протоплазмы в смежных клетках щупалец	1/134400 грана, или 0,00048 мг		

Из опытов, произведенных этими тремя различными способами, мы видим, что углекислый аммоний, содержащий 23,7% азота, действует менее энергично, чем азотнокислый, содержащий 35%. Фосфорнокислый аммоний содержит меньше азота, чем обе эти соли, именно

только 21,2%, а между тем действует гораздо энергичнее; без сомнения, его сильное действие в такой же степени зависит от фосфора, как от содержащегося в нем азота. Мы можем заключить, что это именно так, по энергии, с которой кусочки кости и фосфорнокислая известь действуют на листья. Загибание, вызываемое другими аммиачными солями, вероятно зависит только от их азота, — согласно тому же принципу, по которому азотистые органические жидкости активны, тогда как безазотистые недеятельны. Ввиду действия на листья таких малых доз аммиачных солей, мы можем быть почти уверены, что Drosera поглощает и извлекает пользу из того ничтожного количества солей, которое находится в дождевой воде, точно так же, как другие растения поглощают эти же соли корнями.

Малые размеры доз азотнокислого аммония, а особенно фосфорнокислого, вызывающих загибание щупалец у погруженных листьев, представляют собою, может быть, самый замечательный из фактов, сообщаемых в этой книге. Когда мы видим, что частица гораздо менее миллионной * доли грана, будучи поглощена железкой одного из внешних щупалец, вызывает его загибание, можно подумать, что мы упустили из виду действие раствора на железки пластинки, а именно передачу двигательного импульса от них внешним щупальцам. Без сомнения, этот импульс содействует движению последних; но оказываемая таким образом помощь должна быть незначительной, ибо мы знаем, что капля, содержащая даже $^1/_{3840}$ грана и помещенная на пластинку, едва способна вызвать пригибание внешних щупалец крайне чувствительного листа. Конечно, чрезвычайно удивителен тот факт, что $^1/_{19760000}$ грана, или в круглых цифрах одна двадцатимиллионная грана (0,0000033 мг), фосфорнокислого аммония может оказывать действие на какое-либо растение или даже животное; а так как эта соль содержит 35,33% кристаллизационной воды, то количество деятельных элементов сводится к $^1/_{30555126}$ грана, или в круглых цифрах к одной тридцатимиллионной доле грана (0,00000216 мг). Кроме того, в этих опытах раствор был разбавлен в пропорции одна часть соли на 2 187 500 частей воды, или один гран на 5000 унций. Может быть, читатель лучше представит себе эту степень разведения раствора, если вспомнит, что 5000 унций с избытком хватило бы для наполнения бочки в 31 галлон, и что к этому большому объему воды был прибавлен один гран соли; на лист же было налито только полдрахмы, или тридцать минимов раствора. Однако этого количества было достаточно, чтобы вызвать загибание почти всех щупалец, а часто и листовой пластинки.

Я вполне сознаю, что эти результаты сначала покажутся почти всякому невероятными. Drosera далеко не соперничает по своей силе со спектроскопом, но, как показывают движения ее листьев, она может открыть гораздо меньшее количество фосфорнокислого аммония, чем то количество любого вещества, которое может открыть самый искусный химик. ** Мои результаты долго представлялись мне самому невероят-

* Почти невозможно представить себе, что такое миллион. Лучшая из встречавшихся мне иллюстраций — та, которую приводит м-р Кроль, говоря: «Возьмите узкую бумажную полоску в 83 фута 4 дюйма длиною и протяните ее вдоль стены большой залы; затем отметьте на одном конце десятую долю дюйма. Эта десятая изобразит сто, а вся полоска — миллион».

** Когда я производил первые наблюдения над азотнокислым аммонием, четырнадцать лет тому назад, свойства спектроскопа еще не были открыты; тем с большим интересом я отнесся к свойствам Drosera, тогда не имевшим соперников. Теперь спектроскоп совершенно затмил Drosera, ибо, по Бунзену и Кирхгофу, посредством

ными, и я тщательно искал всяких источников ошибки. В некоторых случаях химик отвешивал для меня соль на точных весах, а свежая вода много раз тщательно измерялась. Наблюдения повторялись в течение нескольких лет. Два мои сына, которые были столь же недоверчивы, как и я, сравнивали несколько партий листьев, одновременно погруженных в более слабые растворы и в воду, и заявили, что не может быть сомнения относительно различия в их внешнем виде. Надеюсь, что со временем кто-нибудь пожелает повторить мои опыты; в таком случае пусть он выбирает молодые и сильные листья, с железками, окруженными обильным выделением. Листья следует осторожно срезать, бережно положить на часовые стеклышки и налить на каждый лист отмеренное количество раствора и воды. Употребляемая вода должна быть безусловно чистой, насколько это достижимо. Особенно надо следить за тем, чтобы опыты с более слабыми растворами производились после нескольких дней очень теплой погоды. Опыты с самыми слабыми растворами следует производить над растениями, пробывшими значительное время в теплой оранжерее или в прохладной теплице; но это отнюдь не необходимо для опытов с растворами средней крепости.

Прошу читателя заметить, что чувствительность или раздражимость щупалец была определена тремя различными методами: косвенно — посредством помещения капель на пластинку, прямо — посредством капель, приложенных к железкам внешних щупалец, и посредством погружения целых листьев; эти три метода показали, что азотнокислый аммоний действует энергичнее углекислого, а фосфорнокислый — гораздо энергичнее азотнокислого; этот результат понятен ввиду различия в содержании азота между первыми двумя солями и ввиду присутствия фосфора, в третьей. Может быть, читателю легче будет поверить, если он обратится к опытам с раствором одного грана фосфорнокислого аммония в 1000 унциях воды; он найдет в них очевидное доказательство тому, что одной четырехмиллионной грана достаточно, чтобы вызвать пригибание отдельного щупальца. Поэтому вовсе не так невероятно, что пятая часть этого количества, или одна двадцатимиллионная грана, действует на щупальце чрезвычайно чувствительного листа. Далее, два листа в растворе одного грана в 3000 унциях и три листа в растворе одного грана в 5000 унций реагировали не только сильнее, чем листья, одновременно испытывавшиеся в воде, но и несравненно сильнее любых пяти листьев, которые можно выбрать из числа 173, в разное время исследованных мною в воде.

Нет ничего замечательного в самом факте, что железка поглощает одну двадцатимиллионную грана фосфорнокислого аммония, растворенную в количестве воды, превышающем вес соли приблизительно в два миллиона раз. Все физиологи допускают, что корни растений всасывают аммиачные соли, доставляемые им дождем, а четырнадцать галлонов дождевой воды содержат * один гран аммиака, следовательно, это количество лишь с небольшим в два раза превышает то, которое содержалось в слабейшем из употребленных мною растворов. Но поистине

его, вероятно, можно открыть количество меньше $^1/_{20000000}$ грана натрия (см. Бальфур Стюарт, «Treatise on Heat», 2-е изд., 1871, стр. 228). Что касается обыкновенных химических средств, то я узнал из сочинения д-ра Альфреда Тейлора о «Ядах», что можно открыть около $^1/_{4000}$ грана мышьяка, $^1/_{4400}$ грана синильной кислоты, $^1/_{1400}$ иода и $^1/_{2000}$ рвотного камня; но это определение возможно только при условии, чтобы исследуемые растворы не были чрезмерно слабы.

* Miller, «Elements of Chemistry», part II, p. 107, 3rd edit., 1864.

удивительным представляется тот факт, что одна двадцатимиллионная грана фосфорнокислого аммония (содержащая менее одной тридцатимиллионной действующего вещества), будучи поглощена железкой, вызывает в ней некоторое изменение, которое влечет за собой передачу двигательного импульса вниз по всей длине щупальца, и что этот импульс заставляет изгибаться его основную часть, которая нередко при этом описывает дугу более 180 градусов.

Как ни изумителен этот результат, нет веской причины отвергать его, как невероятный. Проф. Дондерс в Утрехте сообщил мне, что из опытов, произведенных в прежнее время им и д-ром де Рюйтером, он вывел, что менее одной миллионной грана сернокислого атропина, в чрезвычайно слабом растворе, при прямом соприкосновении с радужной оболочкой собаки, парализует мускулы этого органа. Но в сущности всякий раз, когда мы ощущаем запах, мы имеем доказательство тому, что частицы бесконечно меньшие действуют на наши нервы. Когда собака стоит под ветром за четверть мили от оленя или другого животного и замечает его присутствие, пахучие частицы вызывают некоторое изменение в обонятельных нервах, а между тем эти частицы должны быть бесконечно мельче * частиц фосфорнокислого аммония, весом в одну двадцатимиллионную грана. Затем эти нервы передают некоторое влияние мозгу собаки, который со своей стороны побуждает последнюю действовать. По отношению к Drosera действительно удивителен тот факт, что растение, лишенное какой бы то ни было обособленной нервной системы, реагирует на действие таких крошечных частиц; но мы не имеем никаких оснований предполагать, что другие ткани не могут сделаться столь же необычайно чувствительными к внешним впечатлениям, как нервная система высших животных, если это может быть полезным для организма.

* Мой сын Джордж Дарвин вычислил для меня диаметр шарика из фосфорнокислого аммония (удельный вес 1,678), весящего одну двадцатимиллионную долю грана, и нашел, что он составляет $^1/_{1645}$ дюйма. С другой стороны, д-р Клейн сообщил мне, что размеры мельчайших микрококков, явственно различимых при линейном увеличении в 800 раз, лежат между 0,0002 и 0,0005 миллиметра, т. е. от $^1/_{50800}$ до $^1/_{127000}$ дюйма в диаметре. Итак, предмет размером между $^1/_{31}$ и $^1/_{77}$ шарика из фосфорнокислого аммония вышеуказанного веса может быть видим при большом увеличении; но никто не предполагает, что пахучие частицы, подобные тем, которые летят от оленя в вышеприведенном примере, могут быть видны в микроскоп при каком бы то ни было увеличении.

ГЛАВА VIII

ДЕЙСТВИЕ РАЗЛИЧНЫХ СОЛЕЙ И КИСЛОТ НА ЛИСТЬЯ

Соли натрия, калия; другие щелочные и щелочно-земельные соли; соли тяжелых металлов.— Краткий обзор действия этих солей.— Различные кислоты. — Краткий обзор их действия.

Найдя, что аммиачные соли действуют так энергично, я захотел исследовать действие некоторых других солей. Будет удобно привести сначала список (содержащий в себе сорок девять солей и две металлические кислоты) веществ, с которыми были сделаны опыты; список разделен на два столбца, показывающие те вещества, которые вызывают загибание, и те, которые его не вызывают или дают лишь сомнительный эффект. Я производил опыты, помещая капли в полминима на пластинки листьев, или, чаще, погружая их в растворы, а иногда обоими этими методами. Затем будет дан краткий обзор результатов, с некоторыми заключительными замечаниями. Далее будет описано действие различных кислот.

(Расположено по группам согласно с химической классификацией в „Dictionary of Chemistry" Уоттса)

Соли, вызывающие загибание	*Соли, не вызывающие загибания*
Углекислый натрий, быстрое загибание.	Углекислый калий; медленно действующий яд.
Азотнокислый натрий, быстрое загибание.	Азотнокислый калий; несколько ядовит.
Сернокислый натрий, умеренно быстрое загибание.	Сернокислый калий.
Фосфорнокислый натрий, очень быстрое загибание.	Фосфорнокислый калий.
Лимоннокислый натрий, быстрое загибание.	Лимоннокислый калий.
Щавелевокислый натрий, быстрое загибание.	
Хлористый натрий, умеренно быстрое загибание.	Хлористый калий.
Иодистый натрий, довольно медленное загибание.	Иодистый калий, слабое и сомнительное загибание.
Бромистый натрий, умеренно быстрое загибание.	Бромистый калий.
Щавелевокислый калий, медленное и сомнительное загибание.	
Азотнокислый литий, умеренно быстрое загибание.	Уксуснокислый литий.
Хлористый цезий, довольно медленное загибание.	Хлористый рубидий.

Соли, вызывающие загибание	*Соли, не вызывающие загибания*
(Расположено по группам согласно с химической классификацией в „Dictionary of Chemistry“ Уоттса)	
(Продолжение)	
Азотнокислое серебро, быстрое загибание; быстро действующий яд.	
Хлористый кадмий, медленное загибание.	Уксуснокислый кальций.
Двухлористая ртуть, быстрое загибание; быстро действующий яд.	Азотнокислый кальций.
	Уксуснокислый магний.
	Азотнокислый »
	Хлористый »
	Сернокислый »
	Уксуснокислый барий.
	Азотнокислый »
	Уксуснокислый стронций.
	Азотнокислый »
	Хлористый цинк.
Хлористый алюминий, медленное и сомнительное загибание.	Азотнокислый алюминий, следы загибания.
Хлористое золото, быстрое загибание; быстро действующий яд.	Калиевые квасцы.
Хлористое олово, медленное загибание; ядовито.	Хлористый свинец.
Виннокаменнокислая сурьма, медленное загибание; вероятно, ядовита.	
Мышьяковистая кислота, быстрое загибание; ядовита.	
Хлористое железо, медленное загибание; вероятно, ядовито.	Хлористый марганец.
Хромовая кислота, быстрое загибание; в высшей степени ядовита.	
Хлористая медь, довольно медленное загибание; ядовита.	Хлористый кобальт.
Хлористый никель, быстрое загибание; вероятно, ядовит.	
Хлористая платина, быстрое загибание; ядовита.	

Углекислый натрий (чистый, данный мне проф. Гофманом).— На пластинки двенадцати листьев было помещено по полминима (0,296 куб. см) раствора одной части соли в 218 частях воды (2 грана на 1 унцию). Семь из них хорошо загнулись; у трех загнулось только по два или по три внешних щупальца; остальные два остались без изменения. Но эта доза, хотя и содержала только $^1/_{480}$ грана (0,135 мг), очевидно была слишком сильна, так как три листа из семи хорошо загнувшихся были убиты. С другой стороны, один из семи, у которого загнулось лишь несколько щупалец, расправился и казался вполне здоровым через 48 часов. Взяв более слабый раствор (именно одна часть соли на 437 частей воды, или 1 гран на 1 унцию), я дал шести листьям дозы в $^1/_{960}$ грана (0,0675 мг). Некоторые из них обнаружили действие через 37 минут; через 8 часов были значительно загнуты внешние щупальца у всех листьев, а у двух — также пластинки. Через 23 часа 15 минут щупальца почти выпрямились, но пластинки у обоих листьев все еще были чуть заметно вогнуты. Через 48 часов все шесть листьев вполне расправились и казались совершенно здоровыми.

Три листа были погружены, каждый отдельно, в тридцать минимов раствора одной части соли в 875 частях воды (1 гран на 2 унции), так что на каждый лист пришлось по $^1/_{32}$ грана (2,02 мг); через 40 минут все три листа обнаружили силь-

ное действие, а через 6 часов 45 минут щупальца у всех листьев и пластинка у одного плотно загнулись.

Азотнокислый натрий (чистый).— Капли в полминима раствора одной части соли в 437 частях воды, содержавшие каждая $^1/_{960}$ грана (0,0675 мг), были помещены на пластинки пяти листьев. Через 1 час 25 минут щупальца почти у всех листьев и пластинка у одного несколько загнулись. Загибание все усиливалось, и через 21 час 15 минут щупальца и пластинки у четырех листьев обнаружили сильную реакцию, а пластинка пятого листа — слабую. Спустя еще 24 часа четыре листа оставались плотно сомкнутыми, тогда как пятый начал расправляться. Через четыре дня после дачи раствора два листа расправились вполне, один отчасти; другие два листа оставались плотно сомкнутыми и казались поврежденными.

Три листа были погружены, каждый отдельно, в тридцать минимов раствора одной части соли в 875 частях воды; через 1 час наступило сильное загибание, а через 8 часов 15 минут все щупальца и пластинки всех трех листьев были чрезвычайно сильно загнуты.

Сернокислый натрий.— Капли в полминима раствора одной части соли в 437 частях воды были помещены на пластинки шести листьев. Через 5 часов 30 минут щупальца у трех листьев (а у одного листа и пластинка) были загнуты в значительной степени, у остальных трех — в слабой. Через 21 час загибание несколько уменьшилось, а через 45 часов листья вполне выпрямились, причем казались совершенно здоровыми.

Три листа были погружены, каждый отдельно, в тридцать минимов раствора одной части сернокислого натрия в 875 частях воды; через 1 час 30 минут обнаружилось некоторое загибание, которое настолько усиливалось, что через 8 часов 10 минут все щупальца и пластинки всех трех листьев были плотно загнуты.

Фосфорнокислый натрий.— Капли в полминима раствора одной части соли в 437 частях воды были помещены на пластинки шести листьев. Раствор подействовал с необыкновенной быстротой, так как через 8 минут внешние щупальца на нескольких листьях значительно наклонились. Через 6 часов щупальца у всех шести листьев и пластинки у двух плотно загнулись. Такое положение продлилось 24 часа без всяких изменений за исключением того, что загнулась пластинка третьего листа. Через 48 часов все листья расправились. Ясно, что $^1/_{960}$ грана фосфорнокислого натрия способна вызвать сильное загибание.

Лимоннокислый натрий.— Капли в полминима раствора одной части соли в 437 частях воды были помещены на пластинки шести листьев, но наблюдение было сделано лишь по прошествии 22 часов. У пяти листьев щупальца, сидящие близ края, и пластинки у четырех оказались тогда загнутыми, но внешние ряды щупалец не реагировали. Один лист, который казался старше других, во всех отношениях обнаружил очень слабую реакцию. Через 46 часов четыре листа почти расправились, включая и пластинки. Были также погружены три листа, каждый порознь, в тридцать минимов раствора одной части лимоннокислого натрия в 875 частях воды; через 25 минут они обнаружили сильную реакцию, а через 6 часов 35 минут почти все щупальца, в том числе и внешние ряды, были загнуты, но пластинки не загнулись.

Щавелевокислый натрий.— Капли в полминима раствора одной части соли в 437 частях воды были помещены на пластинки семи листьев; через 5 часов 30 минут раствор сильно подействовал на щупальца всех листьев и на пластинки большей части их. Через 22 часа, кроме того, что щупальца загнулись, пластинки всех семи листьев сложились пополам настолько, что их верхушки и основания почти соприкасались. Ни в каком другом случае я не видел такого сильного действия на пластинки. Далее, три листа были погружены, каждый отдельно, в тридцать минимов раствора одной части соли в 875 частях воды; через 30 минут произошло

значительное загибание, а через 6 часов 35 минут пластинки у двух листьев и щупальца у всех были плотно загнуты.

Хлористый натрий (лучшая поваренная соль).— Капли в полминима раствора одной части соли в 218 частях воды были помещены на пластинки четырех листьев. Два из них, повидимому, не испытали никакого действия в течение 48 часов; у третьего щупальца слегка загнулись, тогда как у четвертого через 24 часа почти все щупальца были загнуты и начали выпрямляться только на четвертый день; на седьмой они еще не вполне выпрямились. Я предполагаю, что этот лист был поврежден солью. Капли в полминима более слабого раствора, одна часть на 437 частей воды, были затем помещены на пластинки шести листьев, так что на каждый пришлось по $^1/_{960}$ грана. Через 1 час 33 минуты было легкое загибание, а спустя 5 часов 30 минут щупальца всех шести листьев загнулись значительно, но не плотно. Через 23 часа 15 минут все они вполне выпрямились и нисколько не казались поврежденными.

Три листа были погружены, каждый отдельно, в тридцать минимов раствора одной части соли в 875 частях воды, так что каждый лист получил $^1/_{32}$ грана, или 2,02 мг. Через 1 час произошло сильное загибание; через 8 часов 30 минут все щупальца и пластинки всех трех листьев были плотно загнуты. Четыре других листа были также погружены в раствор, причем каждый получил прежнее количество соли, именно $^1/_{32}$ грана. Все они вскоре загнулись; через 48 часов они начали расправляться и нисколько не казались поврежденными, хотя раствор был настолько крепок, что имел соленый вкус.

Иодистый натрий.— Капли в полминима раствора одной части соли в 437 частях воды были помещены на пластинки шести листьев. Через 24 часа у четырех листьев загнулись пластинки и многие щупальца. У остальных двух загнулись только щупальца, расположенные близ края; внешние щупальца у большей части листьев испытали лишь слабое действие. Через 46 часов листья почти расправились. Далее, три листа были погружены, каждый отдельно, в тридцать минимов раствора одной части соли в 875 частях воды. Через 6 часов 30 минут почти все щупальца и пластинка у одного листа плотно загнулись.

Бромистый натрий.— Капли в полминима раствора одной части соли в 437 частях воды были помещены на шесть листьев. Через 7 часов произошло некоторое загибание; через 22 часа у трех листьев загнулись пластинки и бо́льшая часть щупалец; четвертый лист обнаружил очень слабую реакцию, а пятый и шестой — почти никакой. Три листа, каждый отдельно, были также погружены в тридцать минимов раствора одной части соли в 875 частях воды; через 40 минут наблюдалось некоторое загибание; через 4 часа были загнуты щупальца у всех трех листьев и пластинки — у двух. Затем эти листья были помещены в воду, и через 17 часов 30 минут два из них расправились почти вполне, а третий — отчасти, так что они, повидимому, не были повреждены.

Углекислый калий (чистый).— Капли в полминима раствора одной части соли в 437 частях воды были помещены на шесть листьев. Через 24 часа не обнаружилось никакого действия, но через 48 часов у некоторых листьев в значительной степени загнулись щупальца, а у одного — пластинка. Впрочем, это движение, повидимому, было следствием их повреждения, ибо на третий день после того, как раствор был дан, три листа погибли, один был сильно попорчен; два другие оправились, но у них несколько щупалец, повидимому, были повреждены и оставались все время загнутыми. Очевидно, $^1/_{960}$ грана этой соли действует, как яд. Три листа затем были погружены, каждый отдельно, в тридцать минимов раствора одной части соли в 875 частях воды, но только на 9 часов; в отличие от действия солей натрия, загибания не последовало.

Азотнокислый калий.— Капли в полминима крепкого раствора, одна часть соли на 109 частей воды (4 грана на 1 унцию), были помещены на пластинки четырех

листьев; два из них были сильно повреждены, но загибания не последовало. На восемь листьев были помещены точно так же капли более слабого раствора, одна часть на 218 частей воды. Через 50 минут загибания не было, но два листа казались поврежденными. Затем над пятью из этих листьев был сделан опыт с каплями молока и раствора желатины, помещенными на пластинки: только один лист загнулся; следовательно, раствор азотнокислого калия вышеуказанной крепости, действуя в течение 50 часов, повидимому, попортил или парализовал листья. Далее, на шесть листьев был точно так же нанесен еще более слабый раствор: одна часть соли на 437 частей воды, и эти листья через 48 часов не обнаружили никакого действия за исключением, может быть, одного листа. Затем три листа, каждый отдельно, были погружены на 25 часов в тридцать минимов раствора одной части соли в 875 частях воды, и этот раствор не оказал заметного действия. Потом они были положены в раствор одной части углекислого аммония в 218 частях воды; железки немедленно почернели, через 1 час обнаружилось некоторое загибание, и протоплазматическое содержимое клеток явственно подверглось аггрегации. Это показывает, что листья были не очень повреждены погружением на 25 часов в азотнокислый калий.

Сернокислый калий.— Капли в полминима раствора одной части соли в 437 частях воды были помещены на пластинки шести листьев. Через 20 часов 30 минут никакого действия не обнаружилось; еще 24 часа спустя три листа оставались совершенно без изменения, два казались поврежденными, а шестой казался почти мертвым, причем щупальца его были пригнуты. Тем не менее, спустя еще два дня все шесть листьев оправились. Погружение трех листьев, каждого отдельно, на 24 часа в тридцать минимов раствора, одна часть соли на 875 частей воды, не оказало видимого действия. Затем на них был нанесен тот же раствор углекислого аммония с тем же результатом, что и в опыте с азотнокислым калием.

Фосфорнокислый калий.— Капли в полминима раствора одной части соли в 437 частях воды были помещены на пластинки шести листьев, которые находились под наблюдением в течение трех дней, но не обнаружили никакого действия. Частичное высыхание жидкости на пластинке слегка сблизило щупальца на ней, что часто случается в опытах этого рода. На третий день листья казались совершенно здоровыми.

Лимоннокислый калий.— Капли в полминима раствора одной части соли в 437 частях воды, оставленные на три дня на пластинках шести листьев, и погружение на 9 часов трех листьев, каждого отдельно, в 30 минимов раствора, одна часть соли на 875 частей воды, не оказали ни малейшего действия.

Щавелевокислый калий.— Капли в полминима были помещены в разное время на пластинки семнадцати листьев; результаты привели меня в большое недоумение, которое продолжается до сих пор. Загибание наступило очень медленно. Через 24 часа четыре листа из семнадцати хорошо загнулись; у двух листьев загнулись и пластинки; шесть обнаружили слабое действие, шесть — никакого. Я наблюдал три листа одной партии пять дней, и все они отмерли; но в другой партии, где было шесть листьев, все, кроме одного, казались здоровыми через четыре дня. Три листа, каждый отдельно, оставались 9 часов погруженными в 30 минимов раствора, одна часть соли на 875 частей воды, и не обнаружили ни малейшего действия; но их следовало бы наблюдать дольше.

Хлористый калий.— Ни капли в полминима раствора, одна часть соли на 437 частей воды, три дня пролежавшие на пластинках шести листьев, ни погружение трех листьев на 25 часов в 30 минимов раствора, одна часть соли на 875 частей воды, не оказали ни малейшего действия. Погруженные листья были затем обработаны углекислым аммонием, как описано при опыте с азотнокислым калием, и получился такой же результат.

Иодистый калий.— Капли в полминима раствора одной части соли в 437 частях воды были помещены на пластинки семи листьев. Через 30 минут у одного листа была загнута пластинка; через несколько часов у трех листьев большинство близких к краю щупалец загнулось в умеренной степени; остальные три листа обнаружили очень слабое действие. Почти ни у одного из этих листьев не загнулись внешние щупальца. Через 21 час все листья расправились, кроме двух, у которых несколько щупалец близ края еще оставались загнутыми. Далее, три листа, каждый отдельно, были погружены на 8 часов 40 минут в 30 минимов раствора одной части соли в 875 частях воды, и ни малейшего действия не обнаружилось. Не знаю, какое заключение вывести из этих противоречивых данных, но ясно, что иодистый калий вообще не оказывает значительного действия.

Бромистый калий.— Капли в полминима раствора одной части соли в 437 частях воды были помещены на пластинки шести листьев; через 22 часа у одного листа загнулись пластинка и многие щупальца, но я подозреваю, что на этот лист, может быть, село насекомое, а потом высвободилось; остальные пять листьев не обнаружили никакого действия. Я испытывал три из этих листьев кусочками мяса, и через 24 часа они превосходно загнулись. Три листа были также погружены на 21 час в 30 минимов раствора, одна часть соли на 875 частей воды, но никакого действия не обнаружилось, кроме того, что железки как бы немного побледнели.

Уксуснокислый литий.— Четыре листа были погружены вместе в сосуд, содержавший 120 минимов раствора одной части соли в 437 частях воды; таким образом, на каждый лист, если они поглощали поровну, пришлось по $^1/_{16}$ грана. Через 24 часа загибания не было. Тогда я прибавил, для испытания листьев, крепкий раствор (именно 1 гран на 20 унций, или одна часть соли на 8750 частей воды) фосфорнокислого аммония, и все четыре листа через 30 минут плотно загнулись.

Азотнокислый литий.— Четыре листа были погружены, как в предыдущем случае, в 120 минимов раствора одной части соли в 437 частях воды; через 1 час 30 минут все четыре листа загнулись слегка, а через 24 часа — сильно. Затем я разбавил раствор водою, но они все еще оставались несколько загнутыми на третий день.

Хлористый цезий.— Четыре листа были погружены, как и раньше, в 120 минимов раствора, одна часть соли на 437 частей воды. Через 1 час 5 минут железки потемнели; через 4 часа 20 минут появились признаки загибания; через 6 часов 40 минут два листа были загнуты сильно, но не плотно, а два другие значительно. Через 22 часа загибание было чрезвычайно велико, и у двух листьев загнулись пластинки. Затем я переложил листья в воду, и через 46 часов после их первого погружения они почти вполне расправились.

Хлористый рубидий.— Четыре листа, которые были погружены, как раньше, в 120 минимов раствора, одна часть на 437 частей воды, не обнаружили действия через 22 часа. Затем я прибавил крепкий раствор (1 гран на 20 унций) фосфорнокислого аммония, и через 30 минут все листья очень сильно загнулись.

Азотнокислое серебро.— Три листа были погружены в 90 минимов раствора одной части соли в 437 частях воды; таким образом, на каждый лист пришлось, как раньше, по $^1/_{16}$ грана. Через 5 минут наступило легкое загибание; через 11 минут — очень сильное, причем железки сделались совершенно черными; через 40 минут все щупальца были плотно пригнуты. Через 6 часов листья были вынуты из раствора, обмыты и помещены в воду, но на следующее утро они были несомненно мертвы.

Уксуснокислый кальций.— Четыре листа были погружены в 120 минимов раствора одной части соли в 437 частях воды; через 24 часа ни одно щупальце не пригнулось, кроме небольшого числа в том месте, где пластинка соединяется с черешком; может быть, это было вызвано поглощением соли обрезанным концом черешка. Затем я прибавил немного раствора (1 гран на 20 унций) фосфорнокислого аммония.

но, к моему удивлению, он вызвал лишь очень слабое загибание даже через 24 часа. Отсюда как бы следует, что уксуснокислый кальций привел листья в состояние оцепенения.

Азотнокислый кальций.— Четыре листа были погружены в 120 минимов раствора, одна часть на 437 частей воды, но через 24 часа действия не обнаружилось. Тогда я прибавил немного раствора фосфорнокислого аммония (1 гран на 20 унций), но он вызвал лишь очень слабое загибание через 24 часа. Далее, свежий лист был погружен в смесь растворов азотнокислого кальция и фосфорнокислого аммония вышеуказанной крепости, и лист плотно загнулся через 5—10 минут. Капли в полминима раствора одной части азотнокислого кальция в 218 частях воды были положены на пластинки трех листьев, но не оказали действия.

Уксуснокислый, азотнокислый и хлористый магний.— Четыре листа были погружены в 120 минимов раствора каждой из этих трех солей, одна часть соли на 437 частей воды; через 6 часов загибания не было, но через 22 часа один из листьев в уксуснокислом магнии был загнут несколько сильнее, чем обыкновенно случается после столь же продолжительного пребывания в воде. Затем в три раствора было прибавлено немного раствора фосфорнокислого аммония (1 гран на 20 унций). Листья в уксуснокислом магнии, смешанном с фосфорнокислым аммонием, подверглись некоторому загибанию; через 24 часа оно было ясно выражено. Листья в смеси с азотнокислым магнием были явственно загнуты через 4 часа 30 минут; но после того изгиб не очень усилился, тогда как четыре листа в смеси с хлористым магнием сильно загнулись через несколько минут, а через 4 часа почти все их щупальца были плотно пригнуты. Итак, мы видим, что уксуснокислый и азотнокислый магний повреждают листья или, по крайней мере, препятствуют последующему действию фосфорнокислого аммония, между тем как хлористый магний не имеет такого свойства.

Сернокислый магний. — Капли в полминима раствора одной части соли в 218 частях воды были помещены на пластинки десяти листьев и не оказали действия.

Уксуснокислый барий.— Четыре листа были погружены в 120 минимов раствора, одна часть на 437 частей воды, и через 22 часа загибания не оказалось, но железки почернели. Затем листья были помещены в раствор (1 гран на 20 унций) фосфорнокислого аммония, который через 26 часов вызвал лишь слабое загибание у двух листьев.

Азотнокислый барий.— Четыре листа были погружены в 120 минимов раствора одной части соли в 437 частях воды; через 22 часа обнаружилось такое же слабое загибание, какое часто наблюдается после столь же продолжительного пребывания в воде. Затем я прибавил прежнего раствора фосфорнокислого аммония, и через 30 минут один лист был сильно загнут, два другие — умеренно, а четвертый совсем не загнулся. Листья оставались в таком же положении 24 часа.

Уксуснокислый стронций.— Четыре листа, погруженные в 120 минимов раствора одной части соли в 437 частях воды, не обнаружили действия через 22 часа. Затем они были помещены в вышеуказанный раствор фосфорнокислого аммония и через 25 минут два из них были сильно загнуты; через 8 часов третий лист загнулся в значительной степени, а четвертый обнаружил признаки загибания. На следующее утро они находились в том же положении.

Азотнокислый стронций.— Пять листьев были погружены в 120 минимов раствора одной части соли в 437 частях воды; через 22 часа наступило легкое загибание, но не больше того, какое иногда обнаруживают листья в воде. Затем они были помещены в прежний раствор фосфорнокислого аммония; через 8 часов три из них умеренно загнулись, а все пять были загнуты в той же степени через 24 часа, но ни один не загнулся плотно. Повидимому, азотнокислый стронций приводит листья в полуоцепенелое состояние.

Хлористый кадмий.— Три листа были погружены в 90 минимов раствора одной части соли в 437 частях воды; через 5 часов 20 минут наблюдалось легкое загибание, которое усилилось в течение следующих трех часов. Через 24 часа у всех трех листьев щупальца были хорошо загнуты и находились в таком положении еще 24 часа; железки не изменили цвета.

Двухлористая ртуть.— Три листа были погружены в 90 минимов раствора, одна часть соли на 437 частей воды; через 22 минуты наблюдалось слабое загибание, которое было ясно выражено через 48 минут; железки к этому времени почернели. Через 5 часов 35 минут все щупальца были плотно пригнуты; через 24 часа они еще оставались пригнутыми и потеряли окраску. Затем листья были вынуты и положены на два дня в воду, но они так и не расправились, потому что, очевидно, отмерли.

Хлористый цинк.— Три листа, погруженные в 90 минимов раствора одной части соли в 437 частях воды, через 25 часов 30 минут не обнаружили действия.

Хлористый алюминий.— Четыре листа были погружены в 120 минимов раствора одной части соли в 437 частях воды; через 7 часов 45 минут загибания не было; через 24 часа один лист загнулся довольно плотно, второй — умеренно, третий и четвертый — едва заметно. Доказательство сомнительное, но я думаю, что этой соли нужно приписать некоторую способность медленно вызывать загибание. Затем эти листья были помещены в раствор (1 гран на 20 унций) фосфорнокислого аммония, и через 7 часов 30 минут те три листа, на которые хлористый алюминий подействовал лишь слабо, загнулись довольно плотно.

Азотнокислый алюминий.— Четыре листа были погружены в 120 минимов раствора одной части соли в 437 частях воды; через 7 часов 45 минут загибание было едва заметно; через 24 часа один лист загнулся умеренно. Результаты здесь опять сомнительные, как и в опыте с хлористым алюминием. Затем листья были перенесены в тот же раствор фосфорнокислого аммония; он почти не оказал действия в течение 7 часов 30 минут; но через 25 часов один лист загнулся довольно плотно, остальные три — очень слабо, может быть, не более, чем они загибаются от воды.

Сернокислый алюминий и сернокислый калий (обыкновенные квасцы).— Капли в полминима раствора обыкновенной крепости были помещены на пластинки девяти листьев, но не оказали действия.

Хлористое золото.— Семь листьев были погружены в такое количество раствора одной части соли в 437 частях воды, что каждый лист получил 30 минимов, в которых содержалось $^1/_{16}$ грана, или 4,048 мг хлористого золота. Через 8 минут произошло некоторое загибание, которое через 45 минут стало чрезвычайно сильным. Через 3 часа окружающая жидкость была окрашена в пурпурный цвет, а железки почернели. Через 6 часов листья были перенесены в воду; на следующее утро они оказались обесцвеченными и очевидно убитыми. Выделение очень легко разлагает хлористое золото; самые железки покрываются тончайшим слоем металлического золота, и частицы его плавают по поверхности окружающей жидкости.

Хлористый свинец.— Три листа были погружены в 90 минимов раствора одной части соли в 437 частях воды. Через 23 часа не было никаких признаков загибания; железки не почернели и листья не оказались поврежденными. Затем они были перенесены в раствор (1 гран на 20 унций) фосфорнокислого аммония, и через 24 часа два из них несколько загнулись, третий — очень мало; в таком положении они пробыли еще 24 часа.

Хлористое олово.— Четыре листа были погружены в 120 минимов раствора приблизительно одной части (не все растворилось) в 437 частях воды. Через 4 часа действие не проявилось; через 6 часов 30 минут у всех четырех листьев загнулись щупальца близ края; через 22 часа все щупальца и пластинки были плотно сомкнуты. Окружающая жидкость была теперь окрашена в розовый цвет. Листья были промыты и перенесены в воду, но на следующее утро были явно мертвы. Хлористое олово — смертельный яд, но действует медленно.

Виннокаменнокислая сурьма.— Три листа были погружены в 90 минимов раствора одной части соли в 437 частях воды. Через 8 часов 30 минут наблюдалось легкое загибание; через 24 часа два листа были загнуты плотно, третий — умеренно; железки не очень почернели. Листья были промыты и помещены в воду, но оставались в том же состоянии еще 48 часов. Эта соль, вероятно, ядовита, но действует медленно.

Мышьяковистая кислота.— Раствор одной части в 437 частях воды; три листа были погружены в 90 минимов; через 25 минут значительное загибание; через 1 час — сильное загибание; железки не потеряли цвета. Через 6 часов листья были перенесены в воду; на следующее утро они оказались свежими, но через четыре дня стали бледны, не расправились и несомненно отмерли.

Хлористое железо.— Три листа были погружены в 90 минимов раствора одной части соли в 437 частях воды; через 8 часов загибания не оказалось, но через 24 часа произошло значительное загибание; железки почернели, жидкость окрасилась в желтый цвет, причем в ней плавали хлопьевидные частицы окиси железа. Затем листья были помещены в воду; через 48 часов они расправились очень незначительно, но я думаю, что они были убиты; железки очень почернели.

Хромовая кислота.— Одна часть на 437 частей воды; три листа были погружены в 90 минимов; через 30 минут некоторое, а через 1 час значительное загибание; через 2 часа все щупальца были плотно пригнуты, причемжелезки утратили окраску. Будучи помещены в воду, листья на следующий день совершенно обесцветились и были несомненно убиты.

Хлористый марганец.— Три листа погружены в 90 минимов раствора одной части соли в 437 частях воды; через 22 часа загибание не сильнее, чем часто происходит в воде; железки не почернели. Затем листья были помещены в обычный раствор фосфорнокислого аммония, но загибания не последовало даже через 48 часов.

Хлористая медь.— Три листа погружены в 90 минимов раствора одной части соли в 437 частях воды; через 2 часа некоторое загибание; через 3 часа 45 минут щупальца плотно пригнуты, причем железки почернели. Через 22 часа они были все еще плотно пригнуты, а листья дряблы. Помещены в чистую воду; на следующее утро были несомненно мертвы. Быстро действующий яд.

Хлористый никель.— Три листа погружены в 90 минимов раствора одной части соли в 437 частях воды; через 25 минут значительное загибание, а через 3 часа все щупальца плотно пригнуты. Через 22 часа они все еще плотно пригнуты; бóльшая часть железок, но не все, почернели. Затем листья были помещены в воду; через 24 часа они оставались загнутыми и несколько изменили окраску; железки и щупальца сделались грязнокрасными. Вероятно, листья были убиты.

Хлористый кобальт.— Три листа погружены в 90 минимов раствора одной части соли в 437 частях воды; через 23 часа не было ни малейшего загибания, и железки почернели не сильнее, чем часто случается после столь же продолжительного пребывания в воде.

Хлористая платина.— Три листа погружены в 90 минимов раствора, одна часть соли на 437 частей воды; через 6 минут некоторое загибание, которое стало чрезвычайно сильным через 48 минут. Через 3 часа железки были несколько бледны. Через 24 часа все щупальца оставались плотно пригнутыми; железки были бесцветны; листья пробыли в таком положении четыре дня; очевидно, они были убиты.

Заключительные замечания относительно действия вышеприведенных солей. — Из пятидесяти одной соли и металлической кислоты, с которыми были сделаны опыты, двадцать пять вызвали загибание щупалец, а двадцать шесть не оказали такого действия, причем в обоих рядах встретилось по два довольно сомнительных случая. В таблице,

приведенной в начале этого раздела, соли расположены согласно их химическому сродству; но, повидимому, этим сродством не определяется действие их на Drosera. Насколько можно судить по немногим приведенным здесь опытам, характер основания гораздо важнее, чем характер кислоты; к этому же заключению пришли и физиологи по отношению к животным. Мы видели иллюстрацию этого факта в том обстоятельстве, что все девять солей натрия вызывают загибание и не ядовиты, за исключением больших доз, тогда как семь соответствующих солей калия не вызывают загибания и некоторые из них ядовиты. Впрочем, две из них, именно щавелевокислый и иодистый калий, медленно вызывали слабое и довольно сомнительное загибание. Это различие между двумя указанными рядами интересно, так как д-р Бэрдон Сандерсон сообщает мне, что соли натрия могут быть вводимы большими дозами в кровяной ток млекопитающих без всякого вредного действия, между тем как малые дозы солей калия причиняют смерть, внезапно останавливая движение сердца. Превосходным примером различия в действии обоих рядов служит фосфорнокислый натрий, быстро вызывающий энергичное загибание, и фосфорнокислый калий, не вызывающий никакого эффекта. Бóльшая сила первого зависит, вероятно, от присутствия фосфора, как в опытах с фосфорнокислой известью и с фосфорнокислым аммонием. Отсюда можно заключить, что Drosera не может получать фосфора из фосфорнокислого калия. Это замечательно, так как я слышал от д-ра Бэрдон Сандерсона, что фосфорнокислый калий несомненно разлагается в теле животных. Большинство солей натрия действует очень быстро; медленнее всех — иодистый натрий. Щавелевокислый, азотнокислый и лимоннокислый натрий, повидимому, обладают особым свойством вызывать загибание листовой пластинки. Железки пластинки, после поглощения лимоннокислого натрия, почти не передают двигательного импульса внешним щупальцам; этим свойством лимоннокислый натрий походит на лимоннокислый аммоний или на отвар листьев злаков; все эти три жидкости действуют главным образом на пластинку.

Правилу относительно преобладающего влияния основания как будто противоречит то обстоятельство, что азотнокислый литий вызывает умеренно быстрое загибание, тогда как уксуснокислый его не вызывает вовсе; но этот металл очень близок к натрию и калию,* которые действуют так различно; поэтому мы могли ожидать, что по своему действию он займет среднее место между двумя последними. Мы видим также, что цезий вызывает загибание, рубидий же — нет: а эти два металла родственны натрию и калию. Большинство щелочно-земельных солей бездеятельно. Две соли кальция, четыре — магния, две — бария и две — стронция не вызвали загибания, следуя, таким образом, правилу относительно преобладающего влияния основания. Из трех солей алюминия одна не подействовала, вторая вызвала крайне слабое действие, а третья подействовала медленно и сомнительно, так что производимый ими эффект приблизительно одинаков.

Были произведены опыты с семнадцатью солями и кислотами обыкновенных металлов, и только четыре, именно — цинк, свинец, марганец и кобальт, не вызывали загибания. Соли кадмия, олова, сурьмы и железа действуют медленно; три последних, повидимому,

* Miller, «Elements of Chemistry», 3rd edit., pp. 337, 448.

более или менее ядовиты. Соли серебра, ртути, золота, меди, никеля и платины, хромовая и мышьяковистая кислоты вызывают сильное загибание крайне быстро и представляют собой смертельный яд. Удивительно, если судить по животным, что свинец и барий не ядовиты. От большей части ядовитых солей железки чернеют, но от хлористой платины они очень бледнели. В следующей главе мне представится случай прибавить несколько замечаний о различном действии фосфорнокислого аммония на листья, предварительно пробывшие в различных растворах.

Кислоты

Сначала я приведу, как было сделано в отношении солей, список двадцати четырех кислот, с которыми были произведены опыты, разделенный на два ряда сообразно с тем, вызывают ли эти кислоты загибание или нет. После описания опытов будет прибавлено несколько заключительных замечаний.

Кислоты, очень разбавленные, вызывающие загибание

1. Азотная, сильное загибание, ядовита.
2. Соляная, умеренное и медленное загибание; не ядовита.
3. Йодистоводородная, сильное загибание; ядовита.
4. Йодная, сильное загибание; ядовита.
5. Серная; сильное загибание, несколько ядовита.
6. Фосфорная, сильное загибание; ядовита.
7. Борная, умеренное и довольно медленное загибание; не ядовита.
8. Муравьиная, очень слабое загибание; не ядовита.
9. Уксусная, сильное и быстрое загибание; ядовита.
10. Пропионовая, сильное, но не очень быстрое загибание; ядовита.
11. Масляная, быстрое загибание; очень ядовита.
12. Карболовая, очень медленное загибание; ядовита.
13. Молочная, медленное и умеренное загибание; ядовита.
14. Щавелевая, умеренно быстрое загибание; очень ядовита.
15. Яблочная, очень медленное, но значительное загибание; не ядовита.
16. Бензойная, быстрое загибание; очень ядовита.
17. Янтарная, умеренно быстрое загибание; умеренно ядовита.
18. Гиппуровая, довольно медленное загибание; очень ядовита.
19. Синильная, довольно быстрое загибание; очень ядовита.

Кислоты, разбавленные в той же степени, не вызывающие загибания

1. Галловая; не ядовита.
2. Дубильная; не ядовита.
3. Виннокаменная; не ядовита.
4. Лимонная; не ядовита.
5. Мочевая; (?) не ядовита.

Азотная кислота.— Четыре листа были помещены, каждый отдельно, в 30 минимов раствора одной части кислоты по весу на 437 частей воды, так что каждый лист получил $^1/_{16}$ грана, или 4,048 мг. Я выбрал именно такую крепость для этого и большинства следующих опытов потому, что она равна крепости большей части предыдущих солевых растворов. Через 2 часа 30 минут некоторые листья загнулись значительно; через 6 часов 30 минут все щупальца были загнуты чрезвычайно сильно, так же как и пластинки. Окружающая жидкость слегка окрасилась в розовый цвет, что всегда доказывает повреждение листьев. Затем они были положены в воду на три дня, но остались загнутыми и были несомненно убиты. Бóльшая часть железок обесцветилась. Далее, два листа были погружены, каждый отдельно в 30 минимов раствора — одна часть кислоты на 1000 частей воды; через несколько часов наблюдалось некоторое загибание, а через 24 часа у обоих листьев загнулись почти все щупальца и пластинки; они были положены в воду на три дня; один лист отчасти выпрямился и оправился. Далее, два листа были погружены, каждый отдельно, в 30 минимов раствора, одна часть на 2000 частей воды; этот раствор оказал очень мало действия, за исключением того, что большинство щупалец у самой верхушки черешка загнулось, как будто кислота была поглощена срезанным концом.

Соляная кислота.— Одна часть кислоты на 437 частей воды; четыре листа были погружены попрежнему каждый в 30 минимов. Через 6 часов только один лист загнулся в значительной степени. Через 8 часов 15 минут у одного листа щупальца и пластинка были хорошо загнуты; остальные три загнулись умеренно, а также слегка загнулась пластинка у одного листа. Окружающая жидкость нисколько не окрасилась в розовый цвет. Через 25 часов три из этих четырех листьев начали расправляться, но их железки были розового цвета, а не красного; спустя еще два дня они вполне расправились, но четвертый лист остался загнутым и казался сильно поврежденным или убитым, причем железки его были белы. Далее, четыре листа, каждый отдельно, были обработаны 30 минимами раствора, одна часть кислоты на 875 частей воды; через 21 час листья умеренно загнулись, а будучи перенесены в воду, совершенно расправились через два дня и казались вполне здоровыми.

Иодистоводородная кислота.— Одна часть на 437 частей воды; три листа были попрежнему погружены в 30 минимов, каждый отдельно. Через 45 минут железки обесцветились, окружающая жидкость стала розоватой, но загибания не наступило. Через 5 часов все щупальца были плотно пригнуты, и выделялось огромное количество слизи, так что жидкость можно было вытягивать длинными нитями. Затем листья были помещены в воду, но не расправились и были несомненно убиты. Далее, четыре листа были погружены в раствор одной части на 875 частей воды; на этот раз действие было медленнее, но через 22 часа все четыре листа плотно загнулись, и прочие явления были такие же, как в только что описанном опыте. Листья не расправились, хотя пробыли в воде четыре дня. Эта кислота действует гораздо сильнее соляной и ядовита.

Иодная кислота.— Одна часть на 437 частей воды; были погружены три листа, каждый в 30 минимов; через 3 часа — сильное загибание; через 4 часа — железки темнобурого цвета; через 8 часов 30 минут листья плотно загнулись и стали дряблыми; окружающая жидкость не окрасилась в розовый цвет. Затем эти листья были помещены в воду и на следующий день были несомненно мертвы.

Серная кислота.— Одна часть на 437 частей воды; четыре листа, каждый отдельно, были погружены в 30 минимов; через 4 часа сильное загибание; через 6 часов окружающая жидкость приобрела едва заметный розовый оттенок; затем эти листья были помещены в воду, и через 46 часов два из них еще оставались плотно загнутыми, а два начали расправляться; многие железки стали бесцветными. Эта кислота не так ядовита, как иодистоводородная или иодная.

Фосфорная кислота.— Одна часть на 437 частей воды; три листа были погружены вместе в 90 минимов; через 5 часов 30 минут — некоторое загибание, и несколько железок обесцветилось; через 8 часов все щупальца плотно пригнуты, и многие железки бесцветны; окружающая жидкость розового цвета. Пробыв в воде два с половиною дня, листья остались в том же состоянии и казались мертвыми.

Борная кислота.— Одна часть на 437 частей воды; четыре листа были погружены вместе в 120 минимов; через 6 часов очень слабое загибание; через 8 часов 15 минут два листа были загнуты значительно, два другие — слегка. 24 часа спустя один лист был загнут довольно плотно, второй — менее плотно, третий и четвертый — умеренно. Листья были обмыты и положены в воду; через 24 часа они почти совсем расправились и казались здоровыми. Эта кислота по своей способности вызывать загибание и по ядовитости очень напоминает соляную кислоту той же крепости.

Муравьиная кислота.— Четыре листа были погружены вместе в 120 минимов, одна часть на 437 частей воды; через 40 минут наблюдалось слабое, а через 6 часов 30 минут очень умеренное загибание; через 22 часа загибание было лишь немногим сильнее того, которое часто происходит в воде. Два листа были затем обмыты и помещены в раствор (1 гран на 20 унций) фосфорнокислого аммония; через 24 часа они значительно загнулись, причем содержимое их клеток пришло в состояние аггрегации, показывая, что фосфорнокислый аммоний подействовал, хотя и не в полной и обычной мере.

Уксусная кислота.— Четыре листа были погружены вместе в 120 минимов раствора одной части кислоты на 437 частей воды. Через 1 час 20 минут щупальца у всех четырех листьев и пластинки у двух сильно загнулись. Через 8 часов листья стали дряблыми, но еще оставались плотно загнутыми; окружающая жидкость приобрела розовую окраску. Затем они были обмыты и помещены в воду; на следующее утро они были еще загнуты и приобрели очень темный красный цвет, но железки обесцветились. Спустя еще день они приобрели грязную окраску и были, видимо, мертвы. Эта кислота действует гораздо сильнее муравьиной и в высшей степени ядовита. Капли в полминима более крепкой смеси (именно одна часть по объему на 320 частей воды) были помещены на пластинки пяти листьев; ни одно из внешних щупалец не загнулось, загнулись только щупальца по краям пластинки, которые действительно поглотили кислоту. Вероятно, доза была слишком сильна и парализовала листья, так как капли более слабой смеси вызвали сильное загибание; тем не менее, через два дня все листья отмерли.

Пропионовая кислота.— Три листа были погружены в 90 минимов смеси, одна часть на 437 частей воды; через 1 час 50 минут загибания не было, но через 3 часа 40 минут один лист сильно загнулся, а два другие — слегка. Загибание продолжало усиливаться, так что через 8 часов все три листа были плотно загнуты. На следующее утро, спустя 20 часов, большинство железок было очень бледно, но наибольшее число их было почти черного цвета. Слизи не выделилось, и окружающая жидкость приобрела лишь едва заметный бледнорозовый оттенок. Через 46 часов листья стали слегка дряблыми и были, повидимому, убиты, что подтвердилось впоследствии, когда они пробыли некоторое время в воде. Протоплазма в плотно пригнувшихся щупальцах не подверглась ни малейшей аггрегации, но близ оснований их она собралась в буроватые комочки на дне клеток. Эта протоплазма была убита, так как лист, помещенный в раствор углекислого аммония, не обнаружил аггрегации. Пропионовая кислота в высшей степени ядовита для Drosera, подобно близкой к ней уксусной кислоте, но вызывает загибание гораздо медленнее.

Масляная кислота (данная мне проф. Франклендом).— Три листа были погружены в эту кислоту; почти немедленно последовало некоторое загибание, которое слегка усилилось, но затем прекратилось, и листья казались убитыми. На следующее утро они были несколько сморщены, и многие железки отвалились от щупалец. Капли этой кислоты были помещены на пластинки четырех листьев; через 40 минут

все щупальца, кроме самых крайних, были сильно загнуты; и многие из самых крайних загнулись через 3 часа. Меня побудило испробовать эту кислоту предположение, что она находится (чего, повидимому, нет) * в оливковом масле, действие которого аномально. Так, капли этого масла, помещенные на пластинку, не вызывают загибания внешних щупалец; впрочем, при прибавлении крошечных капель к выделению, окружающему железки внешних щупалец, эти щупальца иногда, но далеко не всегда, загибались. Два листа были также погружены в это масло, и загибание не наступало приблизительно в течение 12 часов, но через 23 часа почти все щупальца были пригнуты. Три листа были также погружены в сырое льняное масло и вскоре немного загнулись, а через 3 часа были загнуты сильно. Через один час выделение вокруг железок окрасилось в розовый цвет. Из последнего факта я заключаю, что способность льняного масла вызывать загибание не может быть приписана белку, который оно, как полагают, содержит.

Карболовая кислота.— Два листа были погружены в 60 минимов раствора, 1 гран на 437 частей воды; через 7 часов один лист загнулся слегка, а через 24 часа оба были загнуты плотно, причем выделилось удивительное количество слизи. Эти листья были обмыты и положены на два дня в воду; они остались загнутыми; бо̀льшая часть их железок побледнела, и они казались мертвыми. Эта кислота ядовита, но действует далеко не так быстро или энергично, как можно было бы ожидать ввиду ее известного разрушительного действия на низшие организмы. Капли в полминима того же раствора были помещены на пластинки трех листьев; через 24 часа загибания внешних щупалец не последовало; когда же им были даны кусочки мяса, они загнулись довольно хорошо. Далее, такие же капли более крепкого раствора, одна часть на 218 частей воды, были помещены на пластинки трех листьев; загибания внешних щупалец не последовало; тогда были даны, как и прежде, кусочки мяса; один лист загнулся хорошо, а у двух других железки на пластинке казались очень поврежденными и сухими. Итак, мы видим, что железки пластинок, поглотив эту кислоту, редко передают двигательный импульс внешним щупальцам, хотя последние обнаруживают сильное действие, если их собственные железки поглотили кислоту.

Молочная кислота.— Три листа были погружены в 90 минимов раствора одной части в 437 частях воды. Через 48 минут загибания не было, но окружающая жидкость окрасилась в розовый цвет; через 8 часов 30 минут только один лист немного загнулся, и почти все железки на всех трех листьях были очень бледны. Затем листья были обмыты и помещены в раствор (1 гран на 20 унций) фосфорнокислого аммония; приблизительно через 16 часов наблюдались только следы загибания. Листья пробыли в фосфорнокислом аммонии 48 часов и остались в прежнем положении, причем почти все их железки обесцветились. Протоплазма внутри клеток не подверглась аггрегации, за исключением очень немногих щупалец, железки которых не сильно обесцветились. Поэтому я полагаю, что почти все железки и щупальца были убиты кислотою так внезапно, что не произошло почти никакого загибания. Далее, четыре листа были погружены в 120 минимов более слабого раствора, одна часть на 875 частей воды; через 2 часа 30 минут окружающая жидкость стала совершенно розовой; железки были бледны, но загибания не наступило; через 7 часов 30 минут два листа обнаружили некоторое загибание, железки же их были почти белы; через 21 час два листа загнулись значительно, третий — слегка; большинство железок было белого цвета, остальные — темнокрасного. Через 45 часов у одного листа загнулись почти все щупальца, у второго — большое число; у третьего и четвертого — очень мало; почти все железки были белого цвета за исключением железок на пластинках двух листьев, из которых многие были очень темного красного цвета. Листья казались мертвыми. Итак, молочная кислота действует очень своеобразно,

* См. статьи о глицерине и масляной кислоте в «Dict. of Chemistry» Уоттса.

вызывая загибание с необыкновенной медленностью и будучи в высшей степени ядовитою. Погружение даже в более слабые растворы, именно одна часть на 1312 и 1750 частей воды, повидимому убивало листья (причем спустя некоторое время щупальца отгибались назад) и делало железки белыми, но не вызывало загибания.

Галловая, дубильная, виннокаменная и лимонная кислоты.— Одна часть на 437 частей воды. Были погружены три или четыре листа, каждый отдельно, в 30 минимов этих четырех растворов, так что на каждый лист пришлось по $^1/_{16}$ грана, или 4,048 мг. Загибания не произошло в течение 24 часов, и листья, казалось, нисколько не пострадали. Те, которые лежали в дубильной и виннокаменной кислотах, были помещены в раствор (1 гран на 20 унций) фосфорнокислого аммония, но загибания не наступило в продолжение 24 часов. С другой стороны, четыре листа, лежавшие в лимонной кислоте, при последующем действии фосфорнокислого аммония заметно загнулись через 50 минут, сильно — через 5 часов и оставались в таком положении в течение ближайших 24 часов.

Яблочная кислота.— Три листа были погружены в 90 минимов раствора одной части в 437 частях воды; через 8 часов 20 минут загибания не произошло, но через 24 часа два из них загнулись значительно, а третий слегка,— более, чем можно было бы объяснить действием воды. Большого количества слизи не выделилось. Затем они были положены в воду и через два дня отчасти расправились. Отсюда следует, что эта кислота не ядовита.

Щавелевая кислота.— Три листа были погружены в 90 минимов раствора, 1 гран на 437 гран воды; через 2 часа 10 минут — сильное загибание; железки бледны; окружающая жидкость темнорозового цвета; через 8 часов — чрезвычайно сильное загибание. Затем листья были помещены в воду; приблизительно через 16 часов щупальца были очень темного красного цвета, подобно щупальцам листьев в уксусной кислоте. Спустя еще 24 часа все три листа были мертвы, и железки их обесцветились.

Бензойная кислота.— Пять листьев были погружены, каждый отдельно, в 30 минимов раствора, 1 гран на 437 гран воды. Этот раствор был так слаб, что кислота была едва ощутима на вкус, однако, как мы увидим, он оказался в высшей степени ядовитым для Drosera. Через 52 минуты щупальца близ края были несколько загнуты, и все железки приобрели очень бледный цвет; окружающая жидкость окрасилась в розовый цвет. В одном случае жидкость стала розовой всего через 12 минут, а железки так побелели, как будто лист был окунут в кипящую воду. Через 4 часа — сильное загибание, но ни одно щупальце не пригнулось плотно, по моему мнению, вследствие того, что они были парализованы прежде, чем успели закончить свое движение. Выделилось необычайное количество слизи. Часть листьев была оставлена в растворе, остальные, пролежавшие в нем 6 часов 30 минут, были помещены в воду. На следующее утро обе партии были мертвы; листья в растворе стали дряблыми; листья же в воде (которая теперь пожелтела) были бледнобурого цвета, а железки их — белого.

Янтарная кислота.— Три листа были погружены в 90 минимов раствора, 1 гран в 437 гранах воды; через 4 часа 15 минут оказалось значительное, а через 23 часа — сильное загибание; многие железки побледнели, жидкость окрасилась в розовый цвет. Затем листья были обмыты и помещены в воду; через два дня произошло некоторое расправление, но многие железки еще оставались белыми. Эта кислота далеко не так ядовита, как щавелевая или бензойная.

Мочевая кислота.— Три листа были погружены в 180 минимов раствора, 1 гран в 875 гранах теплой воды, но не вся кислота растворилась; таким образом, каждый лист получил почти $^1/_{16}$ грана. Через 25 минут произошло слабое загибание, но оно не усилилось; через 9 часов железки не изменили цвета, и раствор не приобрел розовой окраски; тем не менее выделилось много слизи. Затем эти листья

были помещены в воду и к следующему утру совершенно расправились. Я сомневаюсь, вызывает ли эта кислота на самом деле загибание, так как происшедшее вначале слабое движение могло зависеть от присутствия следов белкового вещества. Но она оказывает некоторое действие, что доказывается обильным выделением слизи.

Гиппуровая кислота.— Четыре листа были погружены в 120 минимов раствора, 1 гран в 437 гранах воды. Через 2 часа жидкость была окрашена в розовый цвет, железки бледны, но загибания не произошло. Через 6 часов — некоторое загибание; через 9 часов — все четыре листа сильно загнуты; выделилось много слизи, все железки очень бледны. Затем листья были положены в воду на два дня; они остались плотно загнутыми, причем железки были бесцветны: я не сомневаюсь, что листья были убиты.

Синильная кислота.— Четыре листа, каждый отдельно, были погружены в 30 минимов раствора одной части в 437 частях воды; через 2 часа 45 минут все щупальца были загнуты в значительной степени, причем многие железки побледнели; через 3 часа 45 минут — все сильно загнуты и окружающая жидкость окрашена в розовый цвет; через 6 часов — все плотно пригнуты. После того как листья пролежали в растворе 8 часов 20 минут, они были обмыты и помещены в воду; на следующее утро, приблизительно через 16 часов, они еще оставались загнутыми и обесцвеченными; на следующий день они были, очевидно, мертвы. Два листа были погружены в более крепкую смесь, одна часть на 50 частей воды; через 1 час 15 минут железки стали белы, как фарфор, точно их окунули в кипящую воду; очень немного щупалец загнулось; но через 4 часа почти все они были загнуты. Затем эти листья были помещены в воду, а на следующее утро они были, очевидно, мертвы. Капли в полминима той же крепости (именно одна часть на 50 частей воды) были затем помещены на пластинки пяти листьев; через 21 час все внешние щупальца пригнулись, и листья, казалось, были сильно повреждены. Я также прикасался к выделению вокруг очень многих железок крошечными каплями (около $^1/_{20}$ минима, или 0,00296 куб. см) смеси Шееле (содержащей 4% безводной кислоты); сначала железки становились яркокрасными, а через 3 часа 15 минут около двух третей щупалец, несших эти железки, было пригнуто; они оставались в таком положении два следующих дня, по прошествии которых оказались мертвыми.

Заключительные замечания относительно действия кислот.— Очевидно, кислоты в высокой степени обладают свойством вызывать загибание щупалец,* ибо из двадцати четырех кислот, с которыми были сделаны опыты, девятнадцать подействовали в таком смысле, либо быстро и энергично, либо медленно и слабо. Этот факт замечателен, так как соки многих растений, судя по вкусу, содержат больше кислоты, чем растворы, которые я употреблял в своих опытах. Ввиду энергичного действия такого большого числа кислот на Drosera, мы склоняемся к заключению, что кислоты, естественным образом содержащиеся в тканях этого растения, а также и других растений, должны играть какую-то важную роль в их обиходе. Из пяти случаев, в которых кислоты не вызвали загибания щупалец, один случай сомнителен, ибо мочевая кислота слегка подействовала и вызвала обильное выделение слизи. Кислый вкус сам по себе не служит мерилом действия кислоты на Drosera, так как лимонная и виннокаменная кислоты очень

* По словам Фурнье («De la Fécondation dans les Phanérogames», 1863, стр. 61), капли уксусной, синильной и серной кислот вызывают мгновенное загибание тычинок барбариса, хотя капли воды не обладают таким свойством; последнее заявление я могу подтвердить.

кислы, а между тем не вызывают загибания. Замечательно, как различны кислоты по степени действия. Так, например, соляная кислота действует гораздо менее энергично, чем подистоводородная и многие другие кислоты той же крепости, и притом она не ядовита. Этот факт интересен, так как соляная кислота играет столь важную роль в пищеварительном процессе у животных. Муравьиная кислота вызывает очень слабое загибание и не ядовита, тогда как близкая к ней уксусная кислота действует быстро, энергично и ядовита. Яблочная кислота действует слабо, между тем как лимонная и виннокаменная кислоты не оказывают никакого действия. Молочная кислота ядовита и замечательна тем, что вызывает загибание лишь по истечении значительного срока. Более всего я был удивлен тем, что раствор бензойной кислоты (очень слабый, едва кисловатый на вкус) подействовал чрезвычайно скоро и оказался в высшей степени ядовитым; ибо я имею сведения, что бензойная кислота не оказывает заметного действия на животный организм. Просматривая список в начале этого отдела, мы увидим, что бо́льшая часть кислот ядовита, и часто в высокой степени. Известно, что слабые кислоты вызывают отрицательный осмоз, * и вредоносное действие столь многих кислот на Drosera связано, быть может, с этим явлением, ибо мы видели, что жидкость, в которую погружались листья, часто становилась розовой, а железки — бледными или белыми. Многие из ядовитых кислот, как подистоводородная, бензойная, гиппуровая и карболовая (я не старался записывать все случаи), вызывали выделение необычайного количества слизи, так что длинные нити этого вещества свешивались с листьев, когда я вынимал их из раствора. Другие кислоты, как соляная и яблочная, не имеют такого свойства; в этих двух случаях окружающая жидкость не окрашивалась в розовый цвет, и листья не были отравлены. С другой стороны, пропионовая кислота, которая ядовита, не вызывает обильного выделения слизи, но окружающая жидкость все-таки приобретала легкий розовый оттенок. Наконец, как и при употреблении солевых растворов, листья, после погружения в некоторые кислоты, вскоре реагировали на действие фосфорнокислого аммония; напротив, они не обнаруживали такой реакции после погружения в некоторые другие кислоты. Впрочем, к этому предмету мне придется вернуться.

* Miller, «Elements of Chemistry», part I, 1867, p. 87.

ГЛАВА IX

ДЕЙСТВИЕ НЕКОТОРЫХ ЯДОВИТЫХ АЛКАЛОИДОВ, ДРУГИХ ВЕЩЕСТВ И ПАРОВ

Соли стрихнина. — Сернокислый хинин не скоро останавливает движение протоплазмы. — Другие соли хинина. — Дигиталин. — Никотин. — Атропин. — Вератрин. — Колхицин. — Теин. — Кураре. — Морфий. — Белена. — Яд змеи кобры, повидимому, ускоряет движение протоплазмы. — Камфара, сильное возбуждающее средство, пары ее наркотичны. — Некоторые эфирные масла вызывают движение. — Глицерин. — Вода и некоторые растворы замедляют последующее действие фосфорнокислого аммония или препятствуют ему. — Алкоголь безвреден, пары его наркотичны и ядовиты. — Хлороформ, серный и азотный эфиры, их возбуждающие, ядовитые и наркотические свойства. — Углекислота наркотична, не производит быстрого отравления. — Заключительные замечания.

Как и в предыдущей главе, я сначала приведу свои опыты, а затем краткий обзор результатов вместе с некоторыми заключительными замечаниями.

Уксуснокислый стрихнин.— Капли в полминима раствора одной части в 437 частях воды были помещены на пластинки шести листьев; таким образом, на каждый лист пришлось по $^1/_{960}$ грана, или 0,0675 мг. Через 2 часа 30 минут внешние щупальца на некоторых листьях пригнулись, но неправильно, иногда только на одной стороне листа. К следующему утру, через 22 часа 30 минут, загибание не усилилось. Железки на середине пластинки почернели и перестали давать выделение. Спустя еще 24 часа все центральные железки казались мертвыми, но пригнувшиеся щупальца выпрямились и казались вполне здоровыми. Итак, ядовитое действие стрихнина, повидимому, ограничивается железками, которые его поглотили; тем не менее, эти железки передают двигательный импульс внешним щупальцам. Крошечные капли (около $^1/_{20}$ минима) того же раствора, будучи приложены к железкам внешних щупалец, иногда вызывали загибание их. Повидимому, яд действует не быстро; когда я прикладывал к нескольким железкам подобные же капли раствора немного более крепкого, одна часть на 292 части воды, щупальца все-таки загибались после того, как их железки, спустя четверть или три четверти часа, приводились в раздражение трением или кусочками мяса. От подобных же капель раствора, одна часть стрихнина на 218 частей воды (2 грана на 1 унцию), железки быстро чернели, при этом небольшое число щупалец приходило в движение, а другие нет. Однако последние, когда я затем смачивал их слюною или давал им кусочки мяса, загибались, хотя и чрезвычайно медленно; это показывает, что они были повреждены. Более крепкие растворы (степень крепости не была определена) иногда очень быстро парализовали всякую способность к движению; так, например, я помещал кусочки мяса на железки нескольких внешних щупалец и, как только они начинали двигаться, прибавлял крошечные капли крепкого раствора. Некоторое время они продолжали загибаться.

а затем внезапно останавливались; другие щупальца на тех же листьях, на железках которых находилось мясо, но которые не были смочены стрихнином, продолжали загибаться и вскоре достигали центра листа.

Лимоннокислый стрихнин.— Капли в полминима раствора одной части в 437 частях воды были помещены на пластинки шести листьев; через 24 часа внешние щупальца обнаружили лишь следы загибания. Затем на три из этих листьев были помещены кусочки мяса, но через 24 часа произошло лишь слабое и неправильное загибание, доказывавшее, что листья были сильно повреждены. У двух листьев из тех, которым мясо не было дано, железки на пластинке были сухи и сильно повреждены. Крошечные капли крепкого раствора, одна часть на 109 частей воды (4 грана на 1 унцию), были прибавлены к выделению вокруг нескольких железок, но далеко не оказали такого ясного действия, как капли гораздо более слабого раствора уксуснокислого стрихнина. Частицы сухого лимоннокислого стрихнина были помещены на шесть железок; две из них продвинулись на некоторое расстояние к центру, затем остановились и были, без сомнения, убиты; три другие загнулись гораздо далее внутрь, потом движение прекратилось; только одна достигла центра. Пять листьев были погружены, каждый отдельно, в 30 минимов раствора, одна часть на 437 частей воды; таким образом, на каждый лист пришлось по $^1/_{16}$ грана; приблизительно через 1 час несколько внешних щупалец загнулось, а железки покрылись своеобразными черными и белыми крапинками. Эти железки через 4—5 часов стали беловатыми и непрозрачными, а протоплазма в клетках щупалец подверглась значительной аггрегации. К этому времени два листа сильно загнулись, но остальные три были загнуты не более прежнего. Тем не менее, два свежих листа, погруженные в раствор — один на 2 часа и другой на 4 часа, не были убиты, ибо после того, как они пролежали 1 час 30 минут в растворе углекислого аммония, одна часть соли на 218 частей воды, их щупальца загнулись сильнее, и произошла значительная аггрегация. Железки двух других листьев, после двухчасового пребывания в более крепком растворе, одна часть лимоннокислого стрихнина на 218 частей воды, сделались непрозрачными и бледнорозовыми; эта окраска вскоре исчезла, и железки стали белыми. У одного из этих двух листьев пластинка и щупальца сильно загнулись; у другого — очень слабо; но протоплазма в клетках обоих пришла в состояние аггрегации до оснований щупалец, причем шарообразные комочки в клетках под самыми железками почернели. Через 24 часа один из этих листьев был бесцветен и несомненно мертв.

Сернокислый хинин.— Некоторое количество этой соли было прибавлено в воду, в которой, как полагают, растворяется $^1/_{1000}$ часть по весу. Пять листьев, каждый отдельно, были погружены в 30 минимов этого раствора, имевшего горький вкус. Менее чем через 1 час у некоторых из них загнулось по нескольку щупалец. Через 3 часа бо́льшая часть железок стала беловатой, другие приобрели темную окраску и многие сделались своеобразно крапчатыми. Через 6 часов у двух листьев загнулось довольно много щупалец, но это очень умеренное загибание не усилилось. Один лист был вынут из раствора через 4 часа и помещен в воду; к следующему утру немногие из загнутых щупалец выпрямились, доказывая этим, что они не отмерли; но железки все еще были сильно обесцвечены. Еще один лист, не входивший в число вышеуказанных, был тщательно осмотрен после того, как пробыл в растворе 3 часа 15 минут; протоплазма в клетках внешних щупалец и коротких зеленых на пластинке подверглась резко выраженной аггрегации до оснований щупалец; я отчетливо видел, что маленькие массы довольно быстро меняли положение и форму; некоторые сливались и снова делились. Я был удивлен этим фактом, так как считается, что хинин останавливает всякое движение белых кровяных телец; но так как, по Бинцу,* это обстоятельство зависит от того, что красные тельца перестают снабжать

* «Quarterly Journal of Microscopical Science», April 1874, p. 185.

их кислородом, то у Drosera мы не могли ожидать подобной остановки движения. То, что железки поглотили часть этой соли, было очевидно из перемены их цвета; но сначала я думал, что раствор, может быть, не проник вниз по клеткам щупалец, где я видел протоплазму в энергичном движении. Однако я не сомневаюсь, что этот взгляд ошибочен, так как когда лист, пролежавший 3 часа в растворе хинина, был затем помещен в небольшое количество раствора углекислого аммония, одна часть на 218 частей воды, то через 30 минут железки и верхние клетки щупалец интенсивно почернели, причем протоплазма представляла весьма необычный вид: она собралась в сетчатые массы темного цвета с округленными и угловатыми просветами. Так как я никогда не видал, чтобы углекислый аммоний сам по себе производил такое действие, то его следует приписать предшествующему действию хинина. Я следил некоторое время за этими сетчатыми массами, но они не изменили формы; следовательно, протоплазма была, без сомнения, убита совокупным действием обеих солей, хотя подвергалась ему лишь короткое время.

Другой лист, пробыв 24 часа в растворе хинина, стал немного дряблым, и протоплазма во всех клетках подверглась аггрегации. Многие из образовавшихся вследствие аггрегации масс были обесцвечены и имели зернистый вид; они были шарообразны, или вытянуты, или, еще чаще, состояли из мелких шариков, соединенных в маленькие изогнутые цепочки. Ни одна из этих масс не обнаруживала ни малейшего движения; без сомнения, все они были мертвы.

Капли в полминима этого раствора были помещены на пластинки шести листьев через 23 часа у одного листа загнулись все щупальца, у двух — небольшое число, у остальных — ни одного: таким образом, железки пластинки при раздражении этой солью не передают сколько-нибудь сильного двигательного импульса внешним щупальцам. Через 48 часов железки на пластинках всех шести листьев, очевидно, были сильно повреждены или совсем убиты. Ясно, что эта соль в высшей степени ядовита.*

Уксуснокислый хинин.— Четыре листа, каждый отдельно, были погружены в 30 минимов раствора одной части в 437 частях воды. Я пробовал раствор лакмусовой бумажкой: он не был кислым. Уже через 10 минут все четыре листа загнулись сильно, а через 6 часов — чрезвычайно сильно. Затем они были оставлены в воде на 60 часов, но не расправились: железки были белы, а листья, очевидно, отмерли. Эта соль вызывает загибание гораздо энергичнее сернокислого хинина и, подобно последнему, в высшей степени ядовита.

Азотнокислый хинин.— Четыре листа, каждый отдельно, были погружены в 30 минимов раствора одной части в 437 частях воды; через 6 часов едва обнаружились следы загибания; через 22 часа три листа загнулись умеренно, четвертый — слабо; таким образом, эта соль вызывает ясно выраженное загибание, хотя довольно медленно. Эти листья, пролежав в воде 48 часов, почти вполне расправились, но железки были сильно обесцвечены. Следовательно, эта соль не очень ядовита. Различие в действии трех вышеназванных солей хинина странно.

Дигиталин.— Капли в полминима раствора, одна часть на 437 частей воды, были помещены на пластинки пяти листьев. Через 3 часа 45 минут у некоторых из них умеренно загнулись щупальца, а у одного — пластинка. Через 8 часов три из них были хорошо загнуты; у четвертого загнулось лишь небольшое число щупалец, а пятый (старый лист) вовсе не обнаружил действия. Они пробыли почти в том

* Бинц нашел несколько лет тому назад (как сообщено в «The Journal of Anatomy and Phys.», ноябрь 1872, стр. 195), что хинин оказывается сильным ядом для низших растительных и животных организмов. Прибавление даже одной части на 400 частей крови останавливает движение белых телец, которые становятся «округленными и зернистыми». В щупальцах у Drosera подвергшиеся аггрегации массы протоплазмы, повидимому, убитой хинином, также представлялись зернистыми. Подобное же явление вызывает очень горячая вода.

же положении два дня, но железки на их пластинках побледнели. На третий день листья казались сильно поврежденными. Тем не менее, когда на два из них были помещены кусочки мяса, внешние щупальца пригнулись. Крошечная капля раствора, около $^1/_{20}$ минима, была приложена к трем железкам, и через 6 часов все три щупальца пригнулись, но на следующий день почти выпрямились; таким образом, эта весьма малая доза, $^1/_{28800}$ грана (0,00225 мг), действует на щупальце, но не ядовита. Повидимому, из этих немногих фактов следует, что дигиталин вызывает загибание и отравляет железки при поглощении ими умеренного количества.

Никотин.— Я прикасался к выделению вокруг нескольких железок крошечной каплей чистой жидкости, и железки мгновенно чернели, причем щупальца загибались через несколько минут. Два листа были погружены в слабый раствор, две капли на 1 унцию, или 437 гран, воды. При осмотре через 3 часа 20 минут только двадцать одно щупальце на одном листе плотно пригнулось, и шесть на другом были пригнуты слабо, но все железки почернели или очень потемнели, причем протоплазма во всех клетках всех щупалец подверглась сильной аггрегации и приобрела темную окраску. Листья не были вполне убиты, так как при помещении их в небольшое количество раствора углекислого аммония (2 грана на 1 унцию) загнулось еще несколько щупалец, остальные же не обнаружили реакции в течение следующих суток.

Капли в полминима более крепкого раствора (две капли на $^1/_2$ унции воды) были помещены на пластинки шести листьев, и через 30 минут все щупальца пластинок загнулись; их железки действительно пришли в соприкосновение с раствором, что доказывало их почернение; но внешним щупальцам не было передано почти никакого двигательного импульса. Через 22 часа бо́льшая часть железок на пластинках казалась мертвой, но этого не могло быть в действительности, так как, когда на три из них были помещены кусочки мяса, несколько внешних щупалец оказались загнутыми через 24 часа. Итак, никотин в большой мере обладает свойством вызывать почернение железок и аггрегацию протоплазмы; однако он обладает очень умеренной способностью вызывать загибание и еще меньшей — вызывать передачу двигательного импульса от железок пластинки к внешним щупальцам. Он умеренно ядовит.

Атропин.— Один гран был прибавлен к 437 гранам воды, но не весь растворился; другой гран был прибавлен к 437 гранам смеси из одной части алкоголя с 7 частями воды; третий раствор был приготовлен прибавлением одной части валериановокислого атропина к 437 частям воды. Капли в полминима этих трех растворов были помещены, в каждом случае, на пластинки шести листьев, но не получилось никакого действия, кроме того, что железки на пластинках, которым был дан валериановокислый атропин, слегка обесцветились. Шести листьям, на которых капли раствора атропина в разведенном алкоголе пробыли 21 час, были даны кусочки мяса, и все они через 24 часа оказались довольно хорошо загнутыми. Итак, атропин не вызывает движения и не ядовит. Я сделал по этому же способу опыт с алкалоидом, продаваемым под названием датурина, который считается тождественным с атропином; он не оказал действия. Трем из листьев, на которых капли этого последнего раствора были оставлены на 24 часа, были также даны кусочки мяса, и в течение 24 часов у них загнулось довольно много щупалец, расположенных близ края.

Вератрин, колхицин, теин.— Были приготовлены растворы этих трех алкалоидов, одна часть на 437 частей воды. Капли в полминима были помещены в каждом случае на пластинки по меньшей мере шести листьев, но загибания не произошло, кроме, может быть, очень слабого загибания, вызванного теином. Капли в полминима крепкого настоя чая также не оказали никакого действия, как указывалось раньше. Я сделал также опыт с подобными же каплями настоя одной части экстракта Colchicum, продаваемого в аптекарских магазинах, в 218 частях воды; я следил за листьями 48 часов, причем не обнаружилось никакого действия. Семи

листьям, на которых капли вератрина пролежали 26 часов, были даны кусочки мяса, и через 21 час листья хорошо загнулись. Итак, эти три алкалоида совершенно безвредны.

Кураре.— Одна часть этого знаменитого яда была прибавлена к 218 частям воды, и три листа были погружены в 90 минимов профильтрованного раствора. Через 3 часа 30 минут немного загнулись некоторые щупальца, а через 4 часа — и пластинка у одного листа. Через 7 часов железки удивительным образом почернели, показывая, что было поглощено какое-то вещество. Через 9 часов у двух листьев большинство щупалец было немного загнуто, но загибание не усилилось в течение 24 часов. Один из этих листьев, пробывший 9 часов в растворе, был помещен в воду и к следующему утру значительно расправился; остальные два, пробывшие в растворе 24 часа, были также помещены в воду и через 24 часа в значительной степени расправились, хотя железки их оставались попрежнему черными. Капли в полминима были помещены на пластинки шести листьев, и загибания не последовало; но три дня спустя железки на пластинках казались довольно сухими; однако, к моему удивлению, они не почернели. В другом случае капли были помещены на пластинки шести листьев, и вскоре последовало значительное загибание, но так как я не профильтровал раствора, плававшие частицы могли оказать действие на железки. Через 24 часа кусочки мяса были помещены на пластинки трех из этих листьев, и на следующий день они сильно загнулись. Так как я сначала думал, что яд мог не раствориться в чистой воде, 1 гран был прибавлен к 437 гранам смеси одной части алкоголя с 7 частями воды, и капли в полминима были помещены на пластинки шести листьев. Листья не обнаружили никакого действия; когда же спустя день им были даны кусочки мяса, они слегка загнулись через 5 часов и плотно через 24 часа. Из этих различных фактов следует, что раствор кураре вызывает загибание в очень умеренной степени, причем и оно, может быть, зависит от присутствия крошечного количества белка. Кураре, несомненно, не ядовит. Протоплазма у одного листа, который оставался погруженным 24 часа и слегка загнулся, в очень слабой степени подверглась аггрегации,— не более, чем часто бывает от столь же продолжительного пребывания в воде.

Уксуснокислый морфий.— Я произвел очень много опытов с этим веществом, но без определенного результата. Значительное число листьев оставалось погруженным от 2 до 6 часов в растворе, одна часть на 218 частей воды, и не загнулось. Листья не были отравлены, так как, будучи обмыты и помещены в слабые растворы фосфорнокислого и углекислого аммония, они вскоре сильно загибались, причем протоплазма в клетках подвергалась значительной аггрегации. Однако, если я прибавлял фосфорнокислый аммоний в то время, когда листья были погружены в морфий, быстрого загибания не наступало. Крошечные капли раствора прикладывались обычным способом к выделению вокруг тридцати-сорока железок; когда же, спустя 6 минут, я помещал на них кусочки мяса, немного слюны или частицы стекла, движение щупалец было очень медленным. Но в других случаях такой задержки не происходило. Капли воды, прибавленные подобным же образом, никогда не задерживают движения. Крошечные капли раствора сахара той же крепости (одна часть на 218 частей воды) иногда замедляли последующее действие мяса и частиц стекла, а иногда не замедляли. Одно время я был убежден, что морфий действует на Drosera как наркотическое средство, но правильность моего первоначального убеждения представляется мне очень сомнительной после того, как я нашел, что погружение в некоторые неядовитые соли и кислоты странным образом препятствует последующему действию фосфорнокислого аммония, тогда как другие растворы не являются таким препятствием.

Экстракт белены.— Несколько листьев было помещено порознь в 30 минимов настоя 3 гран экстракта, продаваемого в аптекарских магазинах, в 1 унции воды. Один из листьев, пролежавший в настое 5 часов 15 минут, не загнулся и был

затем помещен в раствор (1 гран на 1 унцию) углекислого аммония; через 2 часа 40 минут он оказался в значительной степени загнутым, а железки очень почернели. Четыре из этих листьев, пробывшие в настое 2 часа 14 минут, были помещены в 120 минимов раствора (1 гран на 20 унций) фосфорнокислого аммония; они уже были слегка загнуты от белены, вероятно, вследствие присутствия какого-нибудь белкового вещества, как было объяснено раньше, но загибание немедленно усилилось и через 1 час было резко выражено. Итак, белена не действует ни как наркотическое средство, ни как яд.

Яд из клыка живой гадюки.— Крошечные капли были помещены на железки многих щупалец; они быстро загнулись, совершенно так, как будто им была дана слюна. На следующее утро, через 17 часов 30 минут, все они начали выпрямляться и не казались поврежденными.

Яд кобры.— Д-р Фейрер, хорошо известный своими исследованиями яда этой смертоносной змеи, был так любезен, что дал мне его в высушенном виде. Это — белковое вещество и, как полагают, заменяет собою птиалин слюны. * Крошечная капля (около $^1/_{20}$ минима) раствора одной части в 437 частях воды была приложена к выделению вокруг четырех железок; таким образом, каждая получила только около $^1/_{38400}$ грана (0,0016 мг). Тот же прием был повторен над четырьмя другими железками; через 15 минут несколько щупалец из восьми хорошо загнулись, а все они загнулись через 2 часа. На следующее утро, через 24 часа, они еще оставались загнутыми, а железки были очень бледного розового цвета. Спустя еще 24 часа они почти выпрямились, вполне же выпрямились на следующий день; но большинство железок осталось почти белыми.

Капли в полминима того же раствора были помещены на пластинки трех листьев, так что на каждый лист пришлось по $^1/_{960}$ грана (0,0675 мг); через 4 часа 15 минут внешние щупальца сильно загнулись, а через 6 часов 30 минут щупальца на двух листьях были плотно пригнуты, и у одного листа загнулась пластинка; третий лист обнаружил лишь умеренное действие. Листья сохраняли такое положение и в течение следующего дня, но через 48 часов расправились.

Далее, три листа были погружены, каждый отдельно, в 30 минимов раствора, так что каждый получил $^1/_{16}$ грана, или 4,048 мг. Через 6 минут наблюдалось некоторое загибание, которое все усиливалось, так что через 2 часа 30 минут все три листа были плотно загнуты; железки сначала несколько потемнели, затем стали бледны, а протоплазма внутри клеток щупалец отчасти подверглась аггрегации. Комочки протоплазмы были рассмотрены через 3 часа и вторично через 7 часов; ни в каком другом случае я не видал, чтобы они подвергались таким быстрым изменениям формы. Через 8 часов 30 минут железки стали совершенно белыми; они не выделяли сколько-нибудь значительного количества слизи. Затем листья были помещены в воду и через 40 часов расправились, из чего следует, что они пострадали не сильно или вовсе не были повреждены. Пока они находились в воде, я время от времени рассматривал протоплазму внутри клеток щупалец и постоянно находил ее в сильном движении.

Далее, два листа были погружены отдельно в 30 минимов раствора, гораздо более крепкого: одна часть на 109 частей воды; таким образом, каждый лист получил $^1/_4$ грана, или 16,2 мг. Через 1 час 45 минут щупальца близ края сильно пригнулись, причем железки несколько побледнели; через 3 часа 30 минут у обоих листьев все щупальца были плотно пригнуты, а железки стали белыми. Итак, более слабый раствор, как и во многих других случаях, вызвал более быстрое загибание, чем раствор большей крепости, но от последнего железки побелели скорее. После того как листья пробыли в растворе 24 часа, некоторые щупальца были осмотрены, и оказалось, что протоплазма, все еще имевшая прекрасный пур-

* Dr. Fayrer, «The Thanatophidia of India», 1872, p. 150.

пурный цвет, подверглась аггрегации, образовав цепочки из мелких шарообразных масс. Последние с замечательной быстротой изменяли форму. После 48-часового пребывания листьев в растворе я снова осмотрел их, и движения масс были так отчетливы, что их легко можно было видеть при слабом увеличении. Затем листья были помещены в воду, и через 24 часа (т. е. через 72 часа после первого погружения) комочки протоплазмы, которая стала грязно-пурпурной, все еще находились в сильном движении, изменяли форму, сливались и снова делились.

Через 8 часов после помещения этих двух листьев в воду (т. е. через 56 часов после их погружения в раствор) они начали расправляться, а к следующему утру расправились заметнее. Спустя еще день (т. е. на четвертый день после погружения в раствор) они выпрямились очень значительно, но не вполне. Тогда я рассмотрел щупальца: массы, подвергшиеся аггрегации, почти вполне растворились, клетки были наполнены однородной пурпурной жидкостью, за исключением попадавшихся кое-где шаровидных комочков. Итак, мы видим, что протоплазма совсем не была повреждена ядом. Так как железки вскоре совершенно побелели, мне пришла мысль, что их строение могло подвергнуться такому изменению, которое помешало яду пройти в клетки, лежащие ниже, и что, следовательно, протоплазма внутри этих клеток не испытала никакого действия. Поэтому я поместил другой лист, пролежавший сначала 48 часов в яде, а после — 24 часа в воде, в небольшое количество раствора углекислого аммония, одна часть на 218 частей воды; через 30 минут протоплазма в клетках под железками сделалась темнее, а в течение 24 часов щупальца до оснований наполнились темно окрашенными шарообразными массами. Итак, железки не утратили способности к поглощению углекислого аммония.

Из этих фактов ясно, что яд кобры, смертельный для животных, вовсе не ядовит для Drosera; однако он вызывает сильное и быстрое загибание щупалец и вскоре вполне уничтожает окраску железок. Повидимому, он даже действует на протоплазму возбуждающим образом, так как, несмотря на значительную практику в наблюдениях над движениями протоплазмы у Drosera, я ни в каком другом случае не наблюдал столь энергичных движений. Поэтому мне очень хотелось узнать, как действует этот яд на протоплазму животных, а д-р Фейрер был так любезен, что сделал для меня несколько наблюдений, впоследствии опубликованных им. * Мерцательный эпителий изо рта лягушки был помещен в раствор 0,03 грамма в 4,6 куб. см воды; другие препараты были одновременно помещены в чистую воду для сравнения. Движения ресничек в растворе сначала, казалось, усилились, но вскоре замедлились, а через 15—20 минут прекратились, тогда как лежавшие в воде еще энергично действовали. Яд оказал подобное же действие на белые кровяные тельца лягушки и на жгутики двух инфузорий — Paramaecium и Volvox. [25] Д-р Фейрер нашел также, что мускул лягушки утрачивал раздражимость после 20-минутного пребывания в растворе, не реагируя на сильный электрический ток. С другой стороны, движения мерцательных волосков на мантии одной Unio не всегда прекращались, даже если [препарат] оставался значительное время в очень крепком растворе. Вообще, кажется, яд кобры действует гораздо пагубнее на протоплазму высших животных, чем на протоплазму Drosera.

Можно отметить еще одно обстоятельство. Я иногда замечал, что капли выделения вокруг железок несколько мутнеют от некоторых растворов, особенно от некоторых кислот, причем на поверхности капель образуется пленка; но я никогда не видал, чтобы это явление происходило так заметно, как от яда кобры. При употреблении более крепкого раствора капли через 10 минут становились похожими на маленькие белые круглые облачка. Через 48 часов выделение превра-

* «Proceedings of Royal Society», Feb. 18, 1875.

щалась в пленку из нитей и пластинок, заключавшую в себе и крошечные крупинки разных размеров.

Камфара.— Небольшое количество наскобленной камфары было оставлено на день в сосуде с дестиллированной водой, а затем профильтровано. Считается, что приготовленный таким образом раствор содержит $^1/_{1000}$ камфары по весу; он имел запах и вкус этого вещества. Десять листьев были погружены в этот раствор; через 15 минут пять из них хорошо загнулись, причем два обнаружили первые признаки движения через 11 и 12 минут; шестой лист пришел в движение только по прошествии 15 минут, но был загнут довольно хорошо через 17 минут и совершенно сомкнулся через 24 минуты; седьмой начал двигаться через 17 минут, а через 26 минут был совершенно закрыт. Восьмой, девятый и десятый листья были стары и окрашены в очень темный красный цвет; они не загнулись после 24-часового пребывания в растворе; таким образом, при опытах с камфарою необходимо избегать подобных листьев. Некоторые из этих листьев, пролежав в растворе 4 часа, приобрели грязноватую розовую окраску и выделили много слизи; хотя их щупальца плотно пригнулись, протоплазма внутри клеток нисколько не подверглась аггрегации. Впрочем, в другом случае, после более продолжительного, 24-часового, пребывания в растворе, произошла хорошо выраженная аггрегация. Раствор, приготовленный посредством прибавления двух капель камфарного спирта на унцию воды, не подействовал на лист, тогда как 30 минимов, прибавленных к унции воды, оказали действие на два погруженные вместе листа.

Г-н Фогель показал,* что если стебли различных растений помещены в раствор камфары, их цветы не так скоро вянут, как поставленные в воду, и что если они уже слегка завяли, то скоро оправляются. Этот раствор также ускоряет прорастание некоторых семян. Итак, камфара действует как возбуждающее средство; это единственное возбуждающее средство для растений, которое известно. Поэтому я желал убедиться, станут ли от камфары листья Drosera более чувствительными к механическому раздражению, чем в естественном состоянии. Я положил шесть листьев в дестиллированную воду на 5 или 6 минут; затем слегка провел по ним два-три раза мягкой кистью из верблюжьего волоса; но движения не последовало. Далее, девять листьев, пролежавших в вышеуказанном растворе камфары время, отмеченное в вышеприведенной таблице, были задеты только по одному разу тою же кистью и по тому же способу, что и раньше; результаты приведены в таблице [на стр. 443]. Я делал первые опыты, прикасаясь к листьям, пока они еще были погружены в раствор; но мне пришла мысль, что липкое выделение вокруг железок может быть таким образом удалено и что камфара поэтому будет действовать на них энергичнее. Поэтому во всех дальнейших опытах я вынимал лист из раствора, полоскал его в воде около 15 секунд, затем помещал его в свежую воду и трогал кистью, так что это прикосновение не могло повлечь за собою более свободного доступа камфары; но такой прием не изменил результатов.

Другие листья были оставлены в растворе без прикосновения к ним; один из них обнаружил первые признаки загибания через 11 минут; второй — через 12 минут; пять листьев не загибались до истечения 15 минут; два загнулись еще несколькими минутами позже. С другой стороны, мы видим в правом столбце [таблицы на стр. 443], что большинство листьев, которые были подвергнуты действию раствора и были задеты кистью, загнулось гораздо раньше. Движение щупалец у некоторых из этих листьев было так быстро, что его можно было ясно видеть в очень слабую лупу.

Стоит привести два-три других опыта. От большого старого листа, пролежавшего 10 минут в растворе, повидимому нельзя было ожидать, что он загнется;

* «Gardener's Chronicle», 1874, p. 671. Подобные же наблюдения были сделаны в 1798 г. Б. С. Бартоном.

Номера листьев	Продолжительность пребывания в растворе камфары	Время между актом прикосновения и загибанием щупалец	Время между погружением листьев в раствор и первыми признаками загибания щупалец
1	5 м.	3 м. — значительное загибание; 4 м. — загнуты все щупальца, кроме 3 или 4	8 м.
2	5 м.	6 м. - первые признаки загибания	11 м.
3	5 м.	6 м. 30 с. — слабое загибание; 7 м. 30 с. — явственное загибание	11 м. 30 с.
4	4 м. 30 с.	2 м. 30 с. — следы загибания; 3 м. — явственное загибание; 4 м. — резко выраженное загибание	7 м.
5	4 м.	2 м. 30 с. — следы загибания; 3 м. — явственное загибание	6 м. 30 с.
6	4 м.	2 м. 30 с. — отчетливое загибание; 3 м. 30 с. — резко выраженное загибание	6 м. 30 с.
7	4 м.	2 м. 30 с. — слабое загибание; 3 м. – явственное загибание; 4 м. — хорошо выраженное загибание	6 м. 30 с.
8	3 м.	2 м. — следы загибания; 3 м. — значительное загибание; 6 м. — сильное загибание	5 м.
9	3 м.	2 м. — следы загибания; 3 м. — значительное загибание; 6 м. — сильное загибание	5 м.

поэтому я провел по нему кистью. Через две минуты он пришел в движение, а через 3 минуты совсем сомкнулся. Другой лист, пробыв в растворе 15 минут, не обнаружил признаков загибания; поэтому я провел по нему кистью, и через 4 минуты он был сильно загнут. Третий лист, пробывший в растворе 17 минут, тоже не обнаружил признаков загибания; тогда я провел по нему кистью, но он не пришел в движение в течение часа. Итак, здесь произошла неудача. Затем я снова провел по нему кистью, и на этот раз через 9 минут небольшое число щупалец загнулось; таким образом, неудача не была полной.

Мы можем заключить, что малая доза камфары в растворе является для Drosera энергичным возбуждающим средством. Она не только раздражает щупальца, вызывая загибание, но, повидимому, делает железки чувствительными к прикосновению, которое само по себе не вызывает никакого движения. Возможно также, что слабого механического раздражения недостаточно, чтобы вызвать загибание, но что оно все-таки сообщает некоторое предрасположение к движению и таким образом усиливает действие камфары. Последний взгляд казался бы мне наиболее правдоподобным, если бы г. Фогель не показал, что в других случаях камфара является возбуждающим средством для различных растений и семян.

Два растения, имевшие четыре или пять листьев, с корнями, погруженными в чашечку с водою, были подвергнуты действию паров нескольких кусочков камфары (величиной приблизительно с лесной орех) под колпаком, объемом в 10 унций. Через 10 часов загибания не последовало, но железки, казалось, давали бо-

лее обильное выделение. Листья находились в состоянии наркоза, так как при помещении кусочков мяса на два из них загибание не наступило через 3 часа 15 минут, и даже через 13 часов 15 минут было слегка загнуто лишь небольшое число внешних щупалец; но это движение показывает, что листья не были убиты 10-часовым действием паров камфары.

Тминное масло.— Считается, что вода растворяет около тысячной части этого масла по весу. Я прибавил каплю в унцию воды и время от времени встряхивал склянку в продолжение дня, но многие мелкие шарики остались нерастворенными. Пять листьев были погружены в эту смесь; через 4—5 минут наступило некоторое загибание, которое несколько усилилось в течение следующих 2—3 минут. Через 14 минут все пять листьев загнулись хорошо, а некоторые из них плотно. Через 6 часов железки стали белыми, и выделилось много слизи. Листья были теперь дряблы, своеобразного мутнокрасного цвета и, очевидно, мертвы. По одному из этих листьев, пробывшему в растворе 4 минуты, я провел кистью, как по листьям в камфаре, но это не оказало действия. Растение, корни которого находились в воде, было подвергнуто действию паров этого масла под колпаком вместимостью в 10 унций, и через 1 час 20 минут один лист обнаружил признаки загибания. Через 5 часов 20 минут колпак был снят и листья осмотрены: у одного все щупальца плотно пригнулись, у второго около половины их находилось в таком же положении, у третьего все они были слегка загнуты. Растение было оставлено на открытом воздухе 42 часа, но ни одно щупальце не выпрямилось; все железки казались мертвыми, кроме отдельных, уцелевших кое-где и продолжавших давать выделение. Очевидно, это масло оказывает на Drosera сильно возбуждающее действие и ядовито для нее.

Гвоздичное масло.— Была сделана смесь так же, как и в предыдущем случае, и три листа были погружены в нее. Через 30 минут наблюдались лишь следы загибания, которое не усилилось. Через 1 час 30 минут железки были бледны, а через 6 часов белы. Без сомнения, листья были очень повреждены или убиты.

Скипидар.— Мелкие капли, помещенные на пластинки нескольких листьев, убили их; смерть наступила также и от капель креозота. Одно растение было оставлено на 15 минут под колпаком вместимостью в 12 унций, внутренняя поверхность которого была смочена двенадцатью каплями скипидара, но движения щупалец не последовало. Через 24 часа растение погибло.

Глицерин.— Капли в полминима были помещены на пластинки трех листьев; через 2 часа некоторые внешние щупальца неправильно загнулись, а через 19 часов листья были дряблы и, повидимому, мертвы; железки, прикоснувшиеся к глицерину, обесцветились. Крошечные капли (около $^1/_{20}$ минима) были приложены к железкам нескольких щупалец; через несколько минут последние пришли в движение и вскоре достигли центра. Подобные же капли смеси из четырех капель, влитых в 1 унцию воды, были также приложены к нескольким железкам; но пришло в движение лишь небольшое число щупалец, причем и они двигались очень медленно и слабо. Капли в полминима той же смеси, будучи помещены на пластинки нескольких листьев, к моему удивлению, не вызвали загибания в течение 48 часов. Тогда я дал им кусочки мяса, и на следующий день они хорошо загнулись, несмотря на то, что некоторые из железок на пластинке сделались почти бесцветными. Два листа были погружены в ту же смесь, но только на 4 часа; они не загнулись; когда же они пролежали затем 2 часа 30 минут в растворе (1 гран на 1 унцию) углекислого аммония, их железки почернели, щупальца пригнулись, и протоплазма внутри их клеток подверглась аггрегации. Из этих фактов, повидимому, следует, что смесь из четырех капель глицерина на унцию воды не ядовита и вызывает загибание в очень слабой степени, но что чистый глицерин ядовит и вызывает загибание внешних щупалец, будучи приложен к их железкам в малейших количествах.

Влияние, оказываемое погружением в воду и в различные растворы на последующее действие фосфорнокислого и углекислого аммония.— Мы видели в третьей и седьмой главах, что пребывание в дестиллированной воде через известный промежуток времени вызывает некоторую степень аггрегации протоплазмы и умеренное загибание, особенно у растений, которые содержались при довольно высокой температуре. Вода не вызывает обильного выделения слизи. Здесь нам предстоит рассмотреть, как влияет погружение в различные жидкости на последующее действие солей аммония и других возбуждающих средств. Четырем листьям, пролежавшим 24 часа в воде, были даны кусочки мяса, но они их не обхватили. Десять листьев, после такого же пребывания в воде, были оставлены на 24 часа в крепком растворе (1 гран на 120 унций) фосфорнокислого аммония, и только один лист обнаружил следы загибания. Три из этих листьев, пролежав в растворе еще день, попрежнему не обнаруживали никакого действия. Впрочем, когда некоторые из этих листьев, пролежавших сначала 24 часа в воде, а потом 24 часа в фосфорнокислом аммонии, были помещены в раствор углекислого аммония (одна часть на 218 частей воды), протоплазма в клетках щупалец через несколько часов подверглась аггрегации в сильной степени, показывая, что эта соль была поглощена и оказала действие.

Краткое, 20-минутное пребывание в воде не замедляло последующего действия фосфорнокислого аммония или стеклянных осколков, помещенных на железки; но в двух случаях 50-минутное пребывание в воде парализовало действие раствора камфары. Несколько листьев, пролежавших 20 минут в растворе одной части рафинада на 218 частей воды, были помещены в раствор фосфорнокислого аммония, действие которого замедлилось, тогда как смешанные растворы сахара и фосфорнокислого аммония нимало не препятствовали действию последнего. Три листа, пролежавшие 20 минут в сахарном растворе, были помещены в раствор углекислого аммония (одна часть на 218 частей воды); через 2 или 3 минуты железки почернели, а через 7 минут щупальца значительно загнулись; таким образом, раствор сахара, задержавший действие фосфорнокислого аммония, не задержал действия углекислого аммония. 20-минутное пребывание в подобном же растворе гумми-арабика не оказало задерживающего влияния на фосфорнокислый аммоний. Три листа были оставлены на 20 минут в смеси одной части алкоголя с 7 частями воды, а затем помещены в раствор фосфорнокислого аммония: через 2 часа 15 минут на одном листе оказались признаки загибания, а через 5 часов 30 минут второй лист обнаружил слабую реакцию; загибание затем усиливалось, хотя и медленно. Итак, разбавленный алкоголь, который, как мы увидим, почти вовсе не ядовит, явственно задерживает последующее действие фосфорнокислого аммония.

В предыдущей главе было показано, что листья, которые не загнулись, пробыв почти целый день в растворах разных солей и кислот, относились очень различно к последующему погружению в раствор фосфорнокислого аммония. Привожу сводную таблицу результатов [см. стр. 446].

В громадном большинстве этих двадцати случаев фосфорнокислый аммоний вызывал медленное загибание в различной степени. Впрочем, в четырех случаях загибание было быстрое,— оно наступило менее чем через полчаса или, самое большее, через 50 минут. В трех случаях фосфорнокислый аммоний не оказал ни малейшего действия. Что же должны мы вывести из этих фактов? Мы знаем на основании десяти опытов, что 24-часовое пребывание в дестиллированной воде препятствует последующему действию раствора фосфорнокислого аммония. Поэтому можно подумать, что растворы хлористого марганца, дубильной и виннокаменной кислот, которые не ядовиты, действуют совершенно так же, как вода, ибо фосфорнокислый аммоний не оказывал действия на листья, которые были предварительно погружены в эти три раствора. Влияние большинства других раство-

Название солей и кислот в растворе	Время пребывания листьев в растворах (одна часть на 437 частей воды)	Действие, производимое на листья их последующим погружением на указанное время в раствор фосфорнокислого аммония — одна часть на 8750 частей воды, или 1 гран на 20 унций
Хлористый рубидий . .	22 ч.	Через 30 м. сильное загибание щупалец.
Углекислый калий . .	20 м.	Почти никакого загибания до истечения 5 ч.
Уксуснокислый кальций	24 ч.	Через 24 ч. очень слабое загибание.
Азотнокислый кальций	24 ч.	То же.
Уксуснокислый магний	22 ч.	Слабое загибание, сделавшееся вполне отчетливым через 24 ч.
Азотнокислый магний .	22 ч.	Через 4 ч. 30 м. значительное загибание, которое не усилилось.
Хлористый магний . . .	22 ч.	Через несколько минут сильное загибание; через 4 ч. все четыре листа почти со всеми щупальцами плотно загнуты.
Уксуснокислый барий .	22 ч.	Через 24 ч. слегка загнуты два листа из четырех.
Азотнокислый барий . .	22 ч.	Через 30 м. один лист загнут сильно, два другие — умеренно; они оставались в таком положении 24 ч.
Уксуснокислый стронций	22 ч.	Через 25 м. два листа загнуты очень сильно; через 8 ч. третий лист загнут умеренно, а четвертый очень слабо. Все четыре оставались в таком положении 24 ч.
Азотнокислый стронций	22 ч.	Через 8 ч. три листа из пяти умеренно загнуты; через 24 ч. все пять в таком положении, но ни один не загнут плотно.
Хлористый алюминий .	24 ч.	Три листа, на которые хлористый алюминий подействовал слабо или совсем не подействовал, через 7 ч. 30 м. загнулись довольно плотно.
Азотнокислый алюминий	24 ч.	Через 25 ч. слабое и сомнительное действие.
Хлористый свинец . . .	23 ч.	Через 23 ч. два листа несколько загнуты, третий — очень мало; они остались в таком же положении.
Хлористый марганец . .	22 ч.	Через 48 ч. ни малейшего загибания.
Молочная кислота . . .	48 ч.	Через 24 ч. следы загибания у нескольких щупалец, железки которых не были убиты кислотою.
Дубильная кислота . .	24 ч.	Через 24 ч. нет загибания.
Виннокаменная кислота	24 ч.	То же.
Лимонная кислота . . .	24 ч.	Через 50 м. щупальца заметно загнуты, а через 5 ч. загнуты сильно; они оставались в таком положении в течение следующих 24 ч.
Муравьиная кислота . .	22 ч.	Через 24 ч., в течение которых не делалось наблюдений, щупальца значительно загнуты и протоплазма подверглась аггрегации.

ров до некоторой степени походило на действие воды, так как фосфорнокислый аммоний спустя значительное время оказывал лишь слабое действие. С другой стороны, листья, которые были погружены в растворы хлористого рубидия и хлористого магния, уксуснокислого стронция, азотнокислого бария и лимонной кислоты, быстро реагировали на действие фосфорнокислого аммония. Была ли из этих пяти слабых растворов поглощена вода, которая, благодаря присутствию солей, не помешала все-таки последующему действию фосфорнокислого аммония? Или, быть может, следует предположить, * что поры в стенках железок были заполнены молекулами этих пяти веществ, так что они сделались непроницаемыми для воды, ибо если бы вода вошла, то, как мы знаем из десяти опытов, фосфорнокислый аммоний впоследствии не оказал бы никакого действия. Далее, повидимому, молекулы углекислого аммония могут быстро проходить в железки, которые вследствие 20-минутного пребывания в слабом растворе сахара либо очень медленно поглощают фосфорнокислый аммоний, либо очень медленно поддаются его действию. С другой стороны, чем бы мы ни подействовали на железки, они, повидимому, легко допускают последующее вхождение молекул углекислого аммония. Так, у листьев, которые были погружены в раствор (одна часть на 437 частей воды) азотнокислого калия на 48 часов, сернокислого калия на 24 часа и хлористого калия на 25 часов, при перемещении их в раствор одной части углекислого аммония на 218 частей воды, железки немедленно почернели, а через 1 час щупальца несколько пригнулись, и протоплазма подверглась аггрегации. Но мы никогда не дошли бы до конца, если бы попытались изучить все удивительно разнообразные действия различных растворов на Drosera.

Алкоголь (одна часть на семь частей воды).— Уже было показано, что капли в полминима такой крепости, будучи помещены на листовые пластинки, не вызывают загибания, и что если два дня спустя листьям дать кусочки мяса, то они энергично загибаются. Четыре листа были погружены в эту смесь, и через 30 минут я провел по двум из них кистью из верблюжьего волоса, как поступал с листьями в растворе камфары; но этот прием не подействовал. Эти четыре листа, пролежав 24 часа в разбавленном алкоголе, нисколько не загнулись. Затем они были вынуты; один был помещен в настой сырого мяса, а на остальные три были положены кусочки мяса, причем черешки находились в воде. На следующий день один лист казался немного поврежденным, тогда как два другие обнаружили лишь следы загибания. Однако мы не должны упускать из виду, что 24-часовое пребывание в воде препятствует листьям обхватывать мясо. Итак, алкоголь вышеуказанной крепости не ядовит и не возбуждает листьев, как камфара.

Пары алкоголя действуют иначе. Растение, имевшее три хороших листа, было оставлено на 25 минут под колпаком вместимостью в 19 унций, с шестьюдесятью минимами алкоголя на часовом стеклышке. Движения не последовало, но небольшое число железок почернело и сморщилось, тогда как многие стали совершенно бледными. Последние были разбросаны по листьям самым неправильным образом

* См. интересные опыты д-ра Траубе над образованием искусственных клеток и проницаемостью их для различных солей, описанные в его работах: «Experimente zur Theorie der Zellenbildung und Exosmose», Breslau, 1866, и «Experimente zur physikalischen Erklärung der Bildung der Zellhaut, ihres Wachstums durch Intussusception», Breslau, 1874. Эти исследования, может быть, дают объяснения моим результатам. Д-р Траубе обыкновенно употреблял в качестве перепонки осадок, который образуется, когда дубильная кислота приходит в соприкосновение с раствором желатина. Если одновременно дать образоваться осадку сернокислого бария, то перепонка «пропитывается» этою солью, и, вследствие внедрения молекул сернокислого бария между молекулами желатинового осадка, молекулярные промежутки в перепонке становятся мельче. В таком измененном состоянии перепонка более не пропускает через себя ни сернокислого аммония, ни азотнокислого бария, хотя сохраняет проницаемость для воды и хлористого аммония.

и напоминали мне действие, оказанное на железки парами углекислого аммония. Непосредственно за удалением колпака частицы сырого мяса были помещены на многие железки, причем я преимущественно выбирал те, которые сохранили обычную окраску. Но ни одно щупальце не загнулось в течение следующих 4 часов. По прошествии первых 2 часов железки на всех щупальцах начали сохнуть; на следующее утро, через 22 часа, все три листа казались почти мертвыми, причем их железки были сухи; только у одного листа щупальца отчасти загнулись.

Второе растение было оставлено только на 5 минут с некоторым количеством алкоголя на часовом стекле под колпаком в 12 унций, затем частицы мяса были помещены на железки нескольких щупалец. Через 10 минут некоторые из них начали загибаться внутрь, а спустя 55 минут почти все были в значительной степени загнуты, но несколько щупалец не пришло в движение. Возможно, но далеко не достоверно, что в этом случае имело место анестезирующее действие. Третье растение было также оставлено на 5 минут под тем же небольшим колпаком, вся внутренняя поверхность которого была смочена приблизительно двенадцатью каплями алкоголя. Затем частицы мяса были помещены на железки нескольких щупалец, из которых некоторые начали двигаться через 25 минут; через 40 минут бо́льшая часть немного загнулась, а через 1 час 10 минут почти все они были загнуты в значительной степени. Ввиду медленности движения, не может быть сомнения в том, что железки этих щупалец временно потеряли чувствительность, будучи подвергнуты на 5 минут действию паров алкоголя.

Пары хлороформа.— Действие этих паров на Drosera очень изменчиво, что зависит, как я предполагаю, от состояния или возраста растения, или от какого-нибудь неизвестного условия. Иногда они заставляют щупальца двигаться с необычной быстротою, иногда же не оказывают подобного действия. Железки иногда становятся на время нечувствительными к сырому мясу, иногда же не испытывают такого действия, или испытывают его в очень слабой степени. От малой дозы растение оправляется, но бо́льшая его легко убивает.

Растение было оставлено на 30 минут под стеклянным колпаком вместимостью в 19 унций (539.9 куб. см), с восемью каплями хлороформа, и до снятия колпака большинство щупалец сильно загнулось, хотя они не достигли центра. После удаления колпака кусочки мяса были помещены на железки нескольких щупалец, немного загнувшихся внутрь; через 6 часов 30 минут эти железки оказались очень почерневшими, но дальнейшего движения не последовало. Через 24 часа листья казались почти мертвыми.

Далее, я взял стеклянный колпак поменьше, вместимостью в 12 унций (340,8 куб. см), и растение было оставлено под ним на 90 секунд только с двумя каплями хлороформа. Немедленно по удалении колпака все щупальца загнулись внутрь, так что стали перпендикулярно; можно было даже видеть, как некоторые из них двигались с необычайной быстротой, маленькими толчками, а следовательно неестественным образом; но они не достигли центра. Через 22 часа они вполне выпрямились, и при помещении мяса на их железки или при грубом прикосновении иглою они быстро загибались. Итак, эти листья нисколько не были повреждены.

Другое растение было помещено под тот же небольшой стеклянный колпак с тремя каплями хлороформа, и раньше чем через две минуты щупальца начали загибаться внутрь быстрыми маленькими толчками. Затем колпак был снят, и в течение еще двух или трех минут почти все щупальца достигли центра. В нескольких других случаях пары не вызывали движения такого рода.

Характер и степень потери чувствительности железок к последующему действию мяса под влиянием хлороформа, повидимому, также очень непостоянны. У последнего из упомянутых растений, которое было подвергнуто на 2 минуты действию трех капель хлороформа, несколько щупалец загнулось только до пер-

пендикулярного положения, а затем частицы мяса были помещены на их железки; от этого они через 5 минут начали двигаться, но двигались так медленно, что достигли центра только через 1 час 30 минут. Другое растение было подобным же образом, т. е. на 2 минуты, подвергнуто действию трех капель хлороформа; когда же частицы мяса были положены на железки нескольких щупалец, которые загнулись до перпендикулярного положения, одно из них начало пригибаться через 8 минут, но затем двигалось очень медленно; из остальных щупалец ни одно не двинулось в течение следующих 40 минут. Тем не менее, через 1 час 45 минут после того, как были даны кусочки мяса, все щупальца достигли центра. В этом случае, повидимому, было оказано легкое анестезирующее действие. На следующий день растение совершенно оправилось.

Растение с двумя листьями было подвергнуто в течение 2 минут действию двух капель хлороформа под колпаком вместимостью в 19 унций; затем оно было вынуто и осмотрено; снова подвергнуто на 2 минуты действию двух капель; вынуто и снова подвергнуто на 3 минуты действию трех капель; таким образом, оно выставлялось поочередно на воздух и подвергалось действию паров семи капель хлороформа в общем в продолжение 7 минут. Затем кусочки мяса были помещены на тринадцать железок обоих листьев. На одном из этих листьев одно щупальце начало двигаться через 40 минут, а два другие — через 54 минуты. На втором листе несколько щупалец пришло в движение через 1 час 11 минут. Через 2 часа многие щупальца на обоих листьях загнулись, но ни одно не достигло центра за это время. В этом случае не могло быть ни малейшего сомнения в том, что хлороформ оказал на листья анестезирующее действие.

С другой стороны, еще одно растение было подвергнуто под тем же колпаком гораздо более продолжительному, именно 20-минутному, действию двойного количества хлороформа. Затем кусочки мяса были помещены на железки многих щупалец, и все они, за единственным исключением, достигли центра через 13—14 минут. В этом случае анестезирующее действие было слабо или совсем отсутствовало; но я не знаю, как примирить эти противоречивые результаты.

Пары серного эфира.— Растение было подвергнуто на 30 минут действию 30 минимов этого эфира под колпаком, вмещающим 19 унций; затем кусочки сырого мяса были помещены на многие железки, которые приобрели бледную окраску, но ни одно щупальце не пришло в движение. Через 6 часов 30 минут листья казались больными, а железки на пластинке были почти сухи. К следующему утру многие из щупалец отмерли; отмерли также все те, на которые было положено мясо; это показывает, что из мяса было поглощено вещество, усилившее вредное действие паров. Четыре дня спустя погибло и самое растение. Другое растение было под тем же колпаком подвергнуто на 15 минут действию 40 минимов. У одного молодого, маленького и нежного листа пригнулись все щупальца, и он был, казалось, сильно поврежден. Кусочки сырого мяса были помещены на несколько железок двух других, более старых листьев. Эти железки высохли через 6 часов и казались поврежденными; щупальца вовсе не пришли в движение, кроме одного, которое, в конце концов, оказалось слегка загнутым. Железки других щупалец продолжали давать выделение и, повидимому, не пострадали, но через три дня все растение очень захирело.

В двух предыдущих опытах дозы были, очевидно, слишком велики и ядовиты. При употреблении более слабых доз анестезирующее действие было изменчиво, как и в опытах с хлороформом. Растение было подвергнуто на 5 минут действию десяти капель под колпаком вместимостью в 12 унций; затем на многие железки были помещены кусочки мяса. Ни одно из щупалец, на железках которых лежало мясо, не пришло явственно в движение до истечения 40 минут, но затем некоторые из них задвигались очень быстро, так что два щупальца достигли центра спустя еще только 10 минут. Через 2 часа 12 минут после того, как было дано мясо, все

щупальца достигли центра. Другое растение с двумя листьями было подвергнуто в том же сосуде на 5 минут действию довольно большой дозы паров эфира, и кусочки мяса были помещены на несколько железок. В этом случае по одному щупальцу на обоих листьях начало загибаться через 5 минут, а через 12 минут два щупальца на одном листе и одно на другом достигли центра. Через 30 минут после дачи мяса все щупальца, как получившие мясо, так и не получившие его, были плотно пригнуты. Итак, повидимому, эфир действовал на эти листья возбуждающим образом, вызвав загибание всех щупалец.

Пары азотного эфира.— Эти пары, кажется, вреднее паров серного эфира. Растение было подвергнуто на 5 минут в сосуде вместимостью в 12 унций действию восьми капель на часовом стекле, и я отчетливо видел, что несколько щупалец стало загибаться внутрь до снятия колпака. Немедленно затем кусочки мяса были помещены на три железки, но в продолжение 18 минут движения не последовало. То же самое растение было снова помещено в тот же сосуд на 16 минут с десятью каплями эфира. Ни одно щупальце не двинулось, и на следующее утро щупальца с мясом находились в прежнем положении. Через 48 часов один лист казался здоровым. но остальные были очень повреждены.

Другое растение, имевшее два хороших листа, было подвергнуто на 6 минут под колпаком в 19 унций действию паров десяти минимов эфира, а затем на железки многих щупалец у обоих листьев были помещены кусочки мяса. Через 36 минут несколько щупалец на одном листе загнулось, и через 1 час все щупальца, как с мясом, так и без него, почти достигли центра. На другом листе железки начали сохнуть через 1 час 40 минут, и спустя несколько часов не было ни одного загнутого щупальца, но к следующему утру, через 21 час, многие загнулись, хотя казались очень поврежденными. В этом и предыдущем опытах, вследствие повреждения, нанесенного листьям. сомнительно. было ли оказано анестезирующее действие.

Третье растение, имевшее два хороших листа, было подвергнуто только на 4 минуты действию паров шести капель в сосуде вместимостью в 19 унций. Кусочки мяса были затем помещены на железки семи щупалец одного и того же листа. Одно щупальце пришло в движение через 1 час 23 минуты; через 2 часа 3 минуты несколько щупалец пригнулось, а через 3 часа 3 минуты все семь щупалец с мясом были хорошо пригнуты. Ввиду медленности движений ясно, что у этого листа была временно отнята чувствительность к действию мяса. Второй лист обнаружил несколько иную реакцию; кусочки мяса были помещены на железки пяти щупалец, из которых три слегка загнулись через 28 минут; через 1 час 21 минуту одно щупальце достигло центра, но остальные два все еще были загнуты слабо; через 3 часа они загнулись гораздо сильнее; но даже через 5 часов 16 минут все пять не достигли центра. Хотя некоторые из щупалец начали двигаться довольно рано, они двигались затем чрезвычайно медленно. К следующему утру, через 20 часов, большинство щупалец на обоих листьях пригнулось плотно, но не вполне правильно. Через 48 часов ни тот ни другой лист не казались поврежденными, хотя щупальца оставались пригнутыми; через 72 часа один лист был почти мертв, тогда как другой начал выпрямляться и поправляться.

Углекислота.— Растение было помещено под 22-унцовый стеклянный колпак, наполненный этим газом и поставленный над водою; но я недостаточно принял в соображение поглощение газа водою, так что к концу опыта в сосуд проникло немного воздуха. После 2-часового действия газа растение было вынуто, и на железки трех листьев помещены кусочки сырого мяса. Один из этих листьев немного повис и был сначала отчасти, а вскоре совершенно покрыт водою, которая поднималась внутрь сосуда по мере поглощения газа. У этого последнего листа щупальца, которым было дано мясо, хорошо загнулись через 2 минуты 30 секунд. т. е. приблизительно с нормальной скоростью; таким образом. пока я не вспомнил,

что этот лист был защищен от газа и, может быть, поглощал кислород из воды, беспрерывно поступавшей внутрь, я неправильно полагал, что углекислота не оказала действия. На двух других листьях щупальца с мясом вели себя совсем иначе, чем щупальца первого листа; два из них слегка двинулись через 1 час 50 минут, считая с того момента, когда мясо было помещено на железки; они заметно загнулись через 2 часа 22 минуты, а через 3 часа 22 минуты достигли центра. Три другие щупальца начали двигаться не ранее как через 2 часа 20 минут, но достигли центра почти одновременно с первыми, т. е. через 3 часа 22 минуты.

Этот опыт был повторен несколько раз приблизительно с теми же результатами, за исключением того, что промежуток времени до начала движения щупалец немного изменялся. Приведу еще только один случай. Растение было подвергнуто в том же сосуде действию газа на 45 минут; кусочки мяса были затем помещены на четыре железки. Но щупальца не двигались в течение 1 часа 40 минут; через 2 часа 30 минут все четыре хорошо пригнулись, а через 3 часа достигли центра.

Иногда, но далеко не всегда, происходило следующее странное явление. Растение оставалось в углекислоте 2 часа, затем на несколько железок были положены кусочки мяса. В продолжение 13 минут *все* близкие к краю щупальца на одном листе в значительной степени загнулись; щупальца с мясом загнулись нисколько не сильнее остальных. На втором листе, который был довольно стар, щупальца с мясом, а также несколько других, загнулись умеренно. На третьем листе все щупальца были плотно пригнуты, хотя мясо не лежало ни на одной железке. Я предполагаю, что это движение можно приписать возбуждению от поглощения кислорода. Последний из упомянутых листьев, которому не было дано мяса, вполне расправился через 24 часа, тогда как у двух других листьев все щупальца были плотно загнуты над кусочками мяса, которые к этому времени были перенесены в центры листьев. Таким образом, эти три листа в течение 24 часов вполне оправились от действия газа.

В другом случае нескольким отличным растениям, пробывшим 2 часа в углекислоте, были немедленно даны кусочки мяса, как обыкновенно; после того как они были выставлены на воздух, большинство щупалец через 12 минут загнулось до вертикального или почти вертикального положения, но крайне неправильным образом: одни только с одной стороны листа, другие — с другой. Несколько времени они сохраняли такое положение; щупальца с кусочками мяса вначале двинулись не быстрее и не дальше внутрь, чем другие, не получившие мяса. Но спустя 2 часа 20 минут первые пришли в движение и все продолжали загибаться, пока не достигли центра. На следующее утро, через 22 часа, все щупальца на этих листьях были плотно сомкнуты над мясом, перенесенным в центр, между тем как на других листьях вертикальные и почти вертикальные щупальца, которым не было дано мяса, вполне расправились. Впрочем, судя по последующему действию слабого раствора углекислого аммония на один из последних листьев, его раздражимость и способность к движению не вполне восстановились за 22 часа; но другой лист спустя еще 24 часа вполне оправился, судя по тому, как он обхватил муху, помещенную на его пластинку.

Приведу еще только один опыт. После 2-часового пребывания растения в углекислоте, один из его листьев был погружен в довольно крепкий раствор углекислого аммония вместе со свежим листом с другого растения. У последнего большинство щупалец сильно загнулось в течение 30 минут, между тем как лист, подвергнутый действию углекислоты, пробыл 24 часа в растворе, не обнаружив никакого загибания, за исключением двух щупалец. Этот лист был почти совсем парализован и не мог восстановить своей чувствительности, пока находился в растворе, который, вероятно, содержал мало кислорода, так как был приготовлен на дистиллированной воде.

Заключительные замечания о действии перечисленных выше веществ. — Так как железки [листьев дрозеры], будучи подвергнуты раздражению, передают некоторое влияние окружающим щупальцам, заставляя их самих загибаться, а их железки — изливать увеличенное количество измененного выделения, мне очень хотелось установить, не содержат ли листья в себе какой-либо элемент, обладающий свойствами нервной ткани, который, хотя бы и не будучи непрерывным, служил бы путем для передачи раздражений. Эта мысль побудила меня сделать опыты с различными алкалоидами и другими веществами, которые, как известно, очень сильно влияют на нервную систему животных. Сначала мои опыты позволяли надеяться на успех, когда я нашел, что стрихнин, дигиталин и никотин, которые действуют на нервную систему, ядовиты для Drosera и до некоторой степени вызывают загибание. Далее, синильная кислота, которая является столь смертельным ядом для животных, вызывала быстрое движение щупалец. Но так как некоторые безвредные кислоты, даже и сильно разбавленные, как бензойная, уксусная и т. д., а также некоторые эфирные масла в высшей степени ядовиты для Drosera и быстро вызывают сильное загибание, то представляется вероятным, что стрихнин, никотин, дигиталин и синильная кислота вызывают загибание, действуя на элементы, нисколько не аналогичные нервным клеткам животных. Если бы подобные элементы существовали в листьях, можно было бы ожидать, что морфий, белена, атропин, вератрин, колхицин, кураре и разбавленный алкоголь окажут сколько-нибудь заметное действие, а между тем эти вещества не ядовиты и не обладают способностью вызывать загибание, или же обладают ею в очень слабой степени. Впрочем, следует заметить, что кураре, колхицин и вератрин — мышечные яды, т. е. они действуют на нервы, имеющие специальное отношение к мышцам, и, следовательно, нельзя было ожидать, что они подействуют на Drosera. Яд кобры особенно смертоносен для животных, так как парализует их нервные центры, * но нисколько не вреден для Drosera, хотя быстро вызывает сильное загибание.

Несмотря на вышеуказанные факты, которые показывают, как велико различие в действии некоторых веществ на здоровье или жизнь животных, с одной стороны, и на Drosera — с другой, существует известный параллелизм в действии некоторых других веществ. Мы видели, что это замечательным образом подтверждается по отношению к солям натрия и калия. Далее, кислоты и соли различных металлов, именно серебра, ртути, золота, олова, мышьяка, хрома, меди и платины, из которых бо́льшая часть или даже все весьма ядовиты для животных, в равной мере ядовиты и для Drosera. Но любопытно, что хлористый свинец и две соли бария оказались не ядовитыми для этого растения. Равным образом, странно и то, что хотя уксусная и пропионовая кислоты в высшей степени ядовиты, близкая к ним муравьиная кислота не ядовита; и что тогда как некоторые растительные кислоты, именно щавелевая, бензойная и т. д., ядовиты в высокой степени, галловая, дубильная, виннокаменная и яблочная кислоты (в одинаковом разбавлении) не ядовиты. Яблочная кислота вызывает загибание, тогда как три другие только что названные растительные кислоты не обладают этой способностью. Но потребовалась бы настоящая фар-

* Dr. Fayrer, «The Thanatophidia of India», 1872, p. 4.

макопея для описания разнообразного действия различных веществ на Drosera. *

Несколько алкалоидов и их солей, из числа тех, с которыми были произведены опыты, не обладали ни малейшей способностью вызывать загибание; другие, которые наверняка поглощались, что доказывала изменившаяся окраска железок, обладали этой способностью лишь в очень умеренной степени; наконец, третьи, как уксуснокислый хинин и дигиталин, вызывали сильное загибание.

Разные вещества, упомянутые в этой главе, действуют на окраску железок весьма различно. Последние часто сначала темнеют, а потом становятся очень бледными или белыми, что было особенно заметно при обработке железок ядом кобры и лимоннокислым стрихнином. В других случаях они с самого начала белеют, как бывает при помещении листьев в горячую воду и в различные кислоты; я предполагаю, что это происходит вследствие свертывания белка. На одном и том же листе одни железки белеют, а другие приобретают темную окраску, как случилось с листьями в растворе сернокислого хинина и в парах алкоголя. От продолжительного пребывания в никотине, в кураре и даже в воде железки чернеют; по моему мнению, это явление зависит от аггрегации протоплазмы внутри их клеток. Однако кураре вызвало очень слабую аггрегацию в клетках щупалец, тогда как никотин и сернокислый хинин вызвали резко выраженную аггрегацию вплоть до основания щупалец. Массы, образовавшиеся вследствие аггрегации в листьях, которые пробыли 3 часа 15 минут в насыщенном растворе сернокислого хинина, обнаруживали беспрерывные изменения формы, но через 24 часа стали неподвижны; при этом лист сделался дряблым и, повидимому, отмер. С другой стороны, при 48-часовом пребывании листьев в крепком растворе яда кобры комочки протоплазмы были необыкновенно деятельны, тогда как у высших животных мерцательные реснички и белые кровяные тельца, повидимому, быстро парализуются этим веществом.

Что касается щелочных и щелочно-земельных солей, то физиологическое действие их на Drosera, как и на животных, определяется характером основания, а не характером кислоты; но это правило едва ли приложимо к солям хинина и стрихнина, ибо уксуснокислый хинин вызывает гораздо более сильное загибание, чем сернокислый, и оба они ядовиты, тогда как азотнокислый хинин не ядовит и вызывает загибание гораздо медленнее, чем уксуснокислый. Действие лимоннокислого стрихнина также несколько отличается от действия сернокислого.

Листья, пробывшие 24 часа в воде, или только 20 минут в разбавленном алкоголе, или в слабом растворе сахара, после того очень медленно поддаются действию фосфорнокислого аммония, или совсем ему не поддаются, хотя углекислый аммоний действует на них быстро. 20-минутное пребывание в растворе гумми-арабика не оказывает та-

* Ввиду того, что уксусная, синильная и хромовая кислоты, уксуснокислый стрихнин и пары эфира ядовиты для Drosera, замечательно, что д-р Рансом («Philosoph. Transact.», 1867, p. 480), употреблявший гораздо более крепкие растворы этих веществ, чем я, утверждает: «На ритмическую сокращаемость желтка (в икре щуки) не оказывает существенного влияния ни один из употребленных ядов, которые не действовали химически, за исключением хлороформа и углекислоты». Я нашел у нескольких авторов утверждение, что кураре не оказывает влияния на саркоду, или протоплазму, и мы видели, что хотя кураре и вызывает некоторое загибание, однако он возбуждает очень слабую аггрегацию протоплазмы.

кого задерживающего влияния. Растворы некоторых солей и кислот действуют на листья, по отношению к последующему действию фосфорнокислого аммония, совершенно одинаково с водою, тогда как после обработки другими растворами наблюдается быстрое и энергичное действие фосфорнокислого аммония. В последнем случае поры клеточных стенок, может быть, закупоривались молекулами солей, первоначально находившихся в растворе, так что после этого вода не могла проникать, хотя это оказывалось возможным для молекул фосфорнокислого аммония и было еще легче для молекул углекислого аммония.

Действие камфары, растворенной в воде, замечательно, так как она не только вскоре вызывает загибание, но, повидимому, сообщает железкам крайнюю чувствительность к механическому раздражению; ибо, если провести по железкам мягкой кистью, после того как они пробыли короткое время в растворе, щупальца начинают загибаться приблизительно через 2 минуты. Впрочем, может быть, проведение кистью, не будучи само по себе достаточным стимулом, обладает свойством вызывать движение, так как просто усиливает действие камфары. Пары камфары, с другой стороны, действуют, как наркотическое средство.

Некоторые эфирные масла как в растворе, так и в парах вызывают быстрое загибание, другие же не обладают таким свойством; все те, с которыми я делал опыты, были ядовиты.

Разбавленный алкоголь (одна часть на 7 частей воды) не ядовит, не вызывает загибания и не усиливает чувствительности железок к механическому раздражению. Пары действуют как наркотическое или анестезирующее средство, и продолжительное действие их убивает листья.

Пары хлороформа, серного и азотного эфира действуют со странным непостоянством на разные листья и на разные щупальца одного и того же листа. Я предполагаю, что это зависит от различий в возрасте или состоянии листьев и от того, приходили ли данные щупальца недавно в действие. То, что железки поглощают эти пары, доказывается изменением их окраски; но так как другие растения, не снабженные железками, поддаются действию этих паров, Drosera, вероятно, поглощает их также и через устьица. Иногда пары вызывают необыкновенно быстрое загибание, но этот результат не является неизбежным. Если оставить листья под действием паров хотя бы умеренно долгое время, листья погибают, тогда как малая доза, действуя лишь короткое время, служит наркотическим или анестезирующим средством. В этом случае щупальца, как загнувшиеся, так и не загнувшиеся, лишь спустя значительное время испытывают раздражение и приходят в дальнейшее движение от кусочков мяса, положенных на железки. Обыкновенно полагают, что действие этих паров на животных и на растения состоит в приостановке окисления.

Двухчасовое, а в одном случае даже 45-минутное пребывание в углекислоте также лишало железки чувствительности к энергичному возбуждающему средству — сырому мясу. Впрочем, к листьям вполне возвращались их свойства, и они казались совершенно неповрежденными после 24-часового или 48-часового пребывания на воздухе. Мы видели в третьей главе, что в листьях, которые в течение двух часов подвергались действию углекислоты, а затем погружались в раствор углекислого аммония, процесс аггрегации сильно замед-

лялся, так что проходило значительное время, прежде чем протоплазма в нижних клетках щупалец обнаруживала аггрегацию. В некоторых случаях, вскоре после того, как листья вынимались из газа и выносились на воздух, щупальца произвольно приходили в движение; я предполагаю, что это зависело от раздражения, вызванного притоком кислорода. Однако в течение некоторого времени нельзя было вызвать дальнейшее движение этих загнувшихся щупалец посредством раздражения их железок. Известно,* что устранение кислорода препятствует движению у других раздражимых растений и останавливает движение протоплазмы внутри клеток, но эта остановка не есть явление однородное с только что указанным замедлением процесса аггрегации. Я не знаю, следует ли приписать последний факт прямому действию углекислоты или же отсутствию кислорода.

* Sachs, «Traité de Bot.», 1874, pp. 846, 1037.

ГЛАВА X

О ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ ЛИСТЬЕВ И О ПУТЯХ ПЕРЕДАЧИ ДВИГАТЕЛЬНОГО ИМПУЛЬСА

Чувствительны только железки и верхушки щупалец. — Передача двигательного импульса вниз по ножкам щупалец и поперек листовой пластинки. — Аггрегация протоплазмы как рефлекторное действие. — Внезапность первого толчка двигательного импульса. — Направление движений щупалец. — Передача двигательного импульса по клеточной ткани.— Механизм движений.— Природа двигательного импульса. — Выпрямление щупалец.

Мы видели в предыдущих главах, что многие весьма разнообразные возбуждающие средства, как механические, так и химические, вызывают движения щупалец, а также листовой пластинки; теперь нам предстоит рассмотреть, во-первых, какие именно точки обладают раздражимостью или чувствительностью, и во-вторых, каким образом двигательный импульс передается из одной точки в другую. Железки являются почти исключительным средоточием раздражимости, однако эта раздражимость должна, кроме того, распространяться на очень короткое расстояние ниже их, ибо, когда я отрезал железки острыми ножницами, не прикоснувшись к ним, щупальца часто загибались. Эти обезглавленные щупальца нередко выпрямлялись; когда же затем я помещал на срезанные концы капли двух самых энергичных из известных возбуждающих средств, реакции не получалось. Тем не менее, эти обезглавленные щупальца способны к последующему загибанию при раздражении импульсом, полученным ими от пластинки. Мне удавалось в нескольких случаях раздавливать железки тонким пинцетом, но это не вызывало никакого движения; его не вызывали также сырое мясо и соли аммония, помещенные на такие раздавленные железки. Вероятно, они убивались настолько мгновенно, что не были в состоянии передать двигательный импульс: в шести случаях, которые я наблюдал (впрочем, в двух из них железка была совсем оторвана), протоплазма внутри клеток щупалец не подвергалась аггрегации, тогда как в некоторых смежных щупальцах, загнувшихся от грубого прикосновения пинцетом, произошла значительная аггрегация. Подобным же образом протоплазма не приходит в состояние аггрегации, когда лист бывает мгновенно убит погружением в кипящую воду. С другой стороны, в нескольких случаях, когда щупальца загибались после отрезания их железок острыми ножницами, наступала явственная, хотя и умеренная аггрегация.

Я неоднократно грубо тер ножки щупалец, клал на них сырое мясо или другие возбуждающие вещества как на верхнюю поверхность близ основания, так и на другие места, но отчетливого движения

не происходило. Некоторые кусочки мяса, пролежавшие значительное время на ножках, я передвигал выше, так что они только прикасались к железкам, и через минуту щупальца начинали загибаться. Я полагаю, что пластинка листа нечувствительна ни к каким возбуждающим средствам. Я прокалывал концом ланцета пластинки у нескольких листьев и втыкал иглу по три, по четыре раза в девятнадцать листьев: в первом случае движения не последовало, но приблизительно у двенадцати листьев из тех, которые я по нескольку раз проколол, неправильно загнулось несколько щупалец. Однако, так как во время этой операции нужно было поддерживать их с нижней стороны, я мог прикоснуться к некоторым из внешних железок, а также к железкам на пластинке; может быть, это было достаточной причиной наблюдавшегося слабого движения. Ничке * говорит, что порезы и уколы листа не вызывают движения. Черешок листа совершенно нечувствителен.

На нижней стороне листьев сидят многочисленные мелкие сосочки, которые не дают выделения, но обладают поглощающей способностью. Я полагаю, что эти сосочки представляют рудименты некогда существовавших щупалец вместе с их железками. Я сделал много опытов, чтобы узнать, может ли нижняя сторона листьев быть раздражена каким бы то ни было способом, и подверг такому испытанию тридцать семь листьев. Одни из них я подолгу тер тупой иглой, а на другие помещал капли молока и других возбуждающих жидкостей, сырое мясо, раздавленных мух и разные вещества. Эти вещества обыкновенно вскоре высыхали, показывая этим, что выделение не было вызвано. Поэтому я смачивал их слюною, аммиачными растворами, слабой соляной кислотой и нередко выделением, взятым с железок других листьев. Я держал также несколько листьев, на нижней стороне которых были помещены возбуждающие объекты, под влажным стеклянным колпаком; но при всем старании я ни разу не наблюдал настоящего движения. Мне пришлось сделать много опытов, так как Ничке, ** в противоположность тому, что я наблюдал раньше, утверждает, будто он, прикрепив объекты к нижним сторонам листьев посредством липкого выделения, *несколько раз* видел, как щупальца (а в одном случае и пластинка) отогнулись. Это движение, если бы оно действительно происходило, было бы в высшей степени аномальным, ибо оно предполагает, что щупальца получают двигательный импульс из неестественного источника и обладают способностью загибаться в направлении как раз обратном тому, которое для них обычно, причем эта способность не приносит растению ни малейшей пользы, так как насекомые не могут прилипать к гладким нижним сторонам листьев.

Я сказал, что в вышеуказанных случаях действия не оказалось; но это не совсем верно: в трех случаях к кусочкам сырого мяса на нижней стороне листьев было прибавлено немного сиропа, чтобы сохранить их влажными на некоторое время, и спустя 36 часов наблюдались признаки отгибания щупалец у одного листа, а у другого несомненно отогнулась пластинка. Спустя еще двенадцать часов железки начали сохнуть, и все три листа казались очень поврежденными. Четыре листа были затем помещены под стеклянный колпак, причем черешки их находились в воде, а на нижней стороне лежали капли сиропа, но без мяса. У двух из этих листьев через день небольшое число щупалец

* «Bot. Zeitung». 1860, S. 234.
** Ibid., S 377.

отогнулось. К этому времени размеры капель значительно увеличились от поглощения влаги, так что капли скатывались по нижним сторонам щупалец и черешков. На второй день пластинка у одного листа сильно отогнулась; на третий день у двух листьев были сильно отогнуты щупальца, а также пластинки всех четырех листьев в большей или меньшей степени. У одного листа верхняя сторона, раньше имевшая слегка вогнутую поверхность, представляла теперь большую выпуклость. Даже на пятый день листья не казались мертвыми. Но так как сахар нисколько не раздражает Drosera, мы можем смело приписать отгибание пластинок и щупалец у вышеуказанных листьев экзосмозу из клеток, бывших в соприкосновении с сиропом, и их последующему сокращению. Если поместить капли сиропа на листья растений, корни которых продолжают оставаться во влажной земле, загибания не происходит, потому что корни, без сомнения, подают воду вверх с такою же быстротою, с какою она расходуется на экзосмоз. Но если погрузить срезанные листья в сироп или в какую-либо другую густую жидкость, щупальца загибаются сильно, хотя и неправильно, причем некоторые из них принимают форму штопоров; листья же вскоре становятся дряблыми. Если их затем погрузить в жидкость с малым удельным весом,[26] щупальца расправляются. Из этих фактов мы можем заключить, что действие капель сиропа, помещенных на нижнюю сторону листьев, состоит не в том, что они вызывают двигательный импульс, который передается щупальцам, а в том, что они вызывают отгибание, являясь причиной экзосмоза. Д-р Ничке употреблял выделение для приклеивания насекомых к нижним сторонам листьев; я предполагаю, что он брал его в большом количестве и что оно вследствие своей густоты, вероятно, вызывало экзосмоз. Может быть, он производил опыты над срезанными листьями или над растениями, корни которых не снабжались водою в достаточной мере.

Итак, насколько позволяют судить наши теперешние знания, мы можем заключить, что железки вместе с лежащими непосредственно под ними клетками щупалец служат единственным средоточием той раздражимости, или чувствительности, которою одарены листья. Степень раздражения железки может быть измерена только числом окружающих щупалец, которые загнулись, а также размерами и скоростью их движения. Листья равной силы, при одной и той же температуре (это условие важно), испытывают различную степень раздражения при следующих обстоятельствах. Ничтожное количество слабого раствора не оказывает действия; если прибавить еще или дать раствор несколько более крепкий, щупальца загибаются. Если тронуть железку раз или два, движения не происходит; если тронуть ее три, четыре раза, щупальце загибается. Но характер даваемого вещества имеет очень большое значение: если равного размера частицы стекла (которое действует только механически), желатины и сырого мяса поместить на пластинки нескольких листьев, мясо вызывает движение, гораздо более быстрое, энергичное и шире распространяющееся, чем движение, вызванное действием двух первых веществ. Число железок, которые испытывают раздражение, имеет также большое значение для результата: если положить кусочек мяса на одну или на две железки на пластинке, то загибается лишь небольшое число непосредственно окружающих коротких щупалец; если поместить кусочек мяса на несколько железок, его воздействию уступает гораздо большее число щупалец; если, наконец, поместить его на тридцать или сорок железок, то все щупальца, вклю-

чая и самые крайние, плотно пригибаются. Итак, мы видим, что импульсы, исходящие из нескольких железок, усиливают друг друга, распространяются дальше и действуют на большее число щупалец, чем импульс от какой бы то ни было отдельной железки.

Передача двигательного импульса.— В каждом случае импульс, посылаемый железкой, должен пройти, по крайней мере, небольшое расстояние до основной части щупальца, так как верхняя часть и самая железка перемещаются только вследствие изгиба нижней части. Таким образом, импульс всегда передается вниз почти по всей длине ножки. Когда раздражение испытывают центральные железки, а загибаются самые крайние щупальца, импульс передается на расстояние, равное половине диаметра пластинки; когда же раздражаются железки с одной стороны пластинки, импульс передается почти через всю ширину пластинки. Железка передает двигательный импульс вниз по собственному щупальцу к месту изгиба гораздо легче и быстрее, чем через пластинку соседним щупальцам. Так, например, ничтожная доза очень слабого аммиачного раствора, данная железке одного из внешних щупалец, заставляет его изгибаться и достигать центра, тогда как большая капля того же раствора, данная двум десяткам железок на пластинке, не вызовет при помощи их объединенного влияния ни малейшего загибания внешних щупалец. Далее, помещая кусочек мяса на железку внешнего щупальца, я наблюдал движение через десять секунд и не раз ранее, чем через минуту; но гораздо больший кусочек, положенный на несколько железок пластинки, вызывает загибание внешних щупалец не ранее получаса или даже нескольких часов.

Двигательный импульс распространяется постепенно во все стороны от одной или нескольких раздражаемых железок, так что щупальца, стоящие ближе, реагируют всегда прежде других. Поэтому при раздражении железок в центре пластинки самые крайние щупальца загибаются позже всех. Но железки разных частей листа передают двигательный импульс несколько различно. Если положить кусочек мяса на железку краевого щупальца, имеющего длинную головку, то эта железка быстро передает импульс изгибающейся части собственного щупальца, но, по моим наблюдениям, она никогда не сообщает импульса смежным щупальцам; ибо они не обнаруживают действия, пока мясо не будет перенесено на центральные железки, которые тогда посылают свой соединенный импульс радиально во все стороны. В четырех случаях я подготовлял листья, удаляя за несколько дней все железки, находящиеся в центре, так что они не могли быть раздражены кусочками мяса, перенесенными на них загибанием краевых щупалец; тогда эти краевые щупальца спустя некоторое время выпрямлялись, причем ни одно из прочих щупалец не обнаруживало реакции. Другие листья были отпрепарированы подобным же образом, и кусочки мяса были положены на железки двух щупалец в третьем ряду от края и на железки двух щупалец в пятом ряду. В этих четырех случаях импульс был послан прежде всего в боковом направлении, т. е. к центру, но не центробежно, т. е. не в направлении внешних щупалец. В одном из этих случаев реагировало только по одному щупальцу с обеих сторон того, на котором лежало мясо. В трех остальных случаях хорошо загнулось или начало загибаться от полудюжины до дюжины щупалец как с боков, так и по направлению к центру. Наконец, в десяти других опытах крошечные кусочки мяса были положены на одну или на две железки в центре пластинки. Чтобы никакая другая железка не прикоснулась к мясу вследствие пригибания

ближайших коротких щупалец, около полудюжины железок вокруг намеченных было предварительно удалено. На восьми из этих листьев в течение одного или двух дней загнулось от шестнадцати до двадцати пяти коротких окружающих щупалец; таким образом, двигательный импульс, исходящий из одной или двух железок пластинки, способен оказать столь значительное действие. Я включаю в вышеуказанные числа те щупальца, которые были удалены, ибо, находясь так близко, они наверно обнаружили бы реакцию. На двух остальных листьях были загнуты почти все короткие щупальца пластинки. Употребляя раздражитель более энергичный, чем мясо, именно — небольшое количество фосфорнокислой извести, смоченной слюною, я видел, что загибание распространялось еще дальше от железки, испытавшей такое раздражение; но даже в этом случае три или четыре внешних ряда щупалец не реагировали. Из этих опытов, повидимому, следует, что импульс от одной железки, находящейся на пластинке, действует на большее число щупалец, чем импульс от железки одного из внешних удлиненных щупалец; вероятно, это зависит, по крайней мере отчасти, от того, что импульс должен пройти очень короткое расстояние вниз по ножкам центральных щупалец и таким образом имеет возможность распространиться кругом на значительное расстояние.

При осмотре этих листьев меня поразило то, что у шести, а может быть, и у семи из них щупальца были пригнуты гораздо значительнее на дистальном и проксимальном концах листа (т. е. близ верхушки и основания), чем по бокам, а между тем щупальца по сторонам стояли так же близко к железке, на которой лежало мясо, как и щупальца на обоих концах. Таким образом, казалось, будто двигательный импульс передается из центра по пластинке легче в продольном, чем в поперечном направлении; а так как это обстоятельство представлялось мне новым и интересным фактом в физиологии растений, я сделал для его проверки тридцать пять новых опытов. Я положил крошечные кусочки мяса на одну или на несколько железок с правой или левой стороны пластинки у восемнадцати листьев; другие кусочки такой же величины были помещены на верхушечные или основные концы семнадцати других листьев. Если бы двигательный импульс передавался по пластинке во всех направлениях с равной силой или равной скоростью, то кусочек мяса, помещенный у одной стороны или у одного конца пластинки, должен был бы действовать равномерно на все щупальца, находящиеся на одинаковом расстоянии от него; но это, несомненно, не так. Прежде чем приводить общие результаты, может быть, следует описать три-четыре довольно необыкновенных случая.

(1). Крошечный кусочек мухи был помещен с одной стороны пластинки, и через 32 минуты загнулось семь внешних щупалец возле кусочка; через 10 часов загнулось еще несколько щупалец, а через 23 часа — еще большее число; к этому времени пластинка листа с этой стороны настолько загнулась внутрь, что образовала с другой стороною прямой угол. Ни листовая пластинка и ни одно щупальце на противоположной стороне не обнаружили действия; линия, разделяющая обе половины, простиралась от черешка до верхушки. Лист сохранял такое положение три дня, а на четвертый начал расправляться; ни одно щупальце на противоположной стороне не было загнуто.

(2). Я приведу здесь случай, не входящий в вышеуказанные тридцать пять опытов. Я нашел маленькую муху, которая прилипла ножками к левой стороне пластинки. Щупальца этой стороны вскоре сомкнулись и убили муху; вероятно, вследствие

того, что она барахталась, пока была жива, лист пришел в такое раздражение, что приблизительно через 24 часа все щупальца противоположной стороны загнулись; но, не найдя добычи, так как железки их не достигли мухи, они выпрямились в продолжение 15 часов; щупальца же левой стороны оставались несколько дней сомкнутыми.

(3). Кусочек мяса, несколько больше тех, которые я обыкновенно употреблял, был помещен на срединную линию у основного конца пластинки, близ черешка; через 2 часа 30 минут загнулось несколько соседних щупалец; через 6 часов были умеренно загнуты щупальца справа и слева от черешка и на некоторое расстояние вверх по обеим сторонам; через 8 часов щупальца у дистального, или верхушечного, конца были загнуты сильнее, чем по обеим сторонам; через 23 часа мясо было хорошо обхвачено всеми щупальцами, кроме самых крайних с обеих сторон.

(4). Еще кусочек мяса был положен на противоположный, или дистальный, конец другого листа с точно таким же относительным результатом.

(5). Крошечный кусочек мяса был помещен с одной стороны пластинки; на следующий день загнулись соседние короткие щупальца, а также в слабой степени загнулись три-четыре щупальца на противоположной стороне, близ черешка. На второй день эти последние щупальца обнаружили признаки выпрямления, поэтому я положил свежий кусочек мяса на то же самое место, и через два дня загнулось несколько коротких щупалец на противоположной стороне пластинки. Как только они начали выпрямляться, я прибавил новый кусочек мяса, и на следующий день все щупальца противоположной стороны пластинки были пригнуты к мясу; а между тем мы видели, что щупальца той же стороны реагировали на действие первого данного им кусочка мяса.

Перехожу к общим результатам. Из восемнадцати листьев, на которых кусочки мяса были помещены с правой или левой стороны пластинки, у восьми загнулось очень большое число щупалец на той же стороне, и у четырех из них загнулась самая пластинка с этой же стороны, тогда как на противоположной стороне ни одно щупальце и ни одна пластинка не обнаружили действия. Эти листья имели очень любопытный вид, как будто только загнувшаяся сторона находилась в состоянии деятельности, а другая была парализована. В остальных десяти случаях несколько щупалец загнулось за срединной линией, на стороне, противоположной той, где лежало мясо; но в некоторых из этих случаев они загнулись только на основном или на верхушечном концах листьев. Загибание на противоположной стороне происходило всегда значительно позже, чем на той же стороне, а в одном случае оно наступило только на четвертый день. Мы видели также в № 5, что понадобилось троекратное прибавление кусочков мяса, прежде чем загнулись все короткие щупальца на противоположной стороне пластинки.

Совсем иной результат получился, когда я помещал кусочки мяса на срединную линию у верхушечного или основного концов листа. В трех из семнадцати произведенных таким образом опытов, вследствие ли состояния листа или малых размеров кусочка мяса, реагировали лишь ближайшие соседние щупальца; но в остальных четырнадцати случаях загнулись щупальца на противоположном конце листа, хотя они находились на таком же расстоянии от места, где лежало мясо, как и щупальца одной стороны пластинки от мяса, лежавшего на противоположной стороне. В некоторых из случаев, о которых идет речь, щупальца по бокам вовсе не реагировали или реагировали слабее, или спустя большее время, чем щупальца на противоположном конце. Один ряд опытов сто́ит описать более подробно. Кубики мяса, немного больше тех, кото-

рые я употреблял обыкновенно, были помещены с одной стороны пластинки [сбоку] у четырех листьев, и такого же размера кубики были положены на основном или на верхушечном конце четырех других листьев. Когда я сравнил обе эти группы листьев через 24 часа, они представляли резкое различие. Те, у которых кубики лежали сбоку, обнаружили очень слабое действие на противоположной стороне, тогда как у листьев, где кубики лежали на том или другом конце, почти все щупальца противоположного конца, даже краевые, были плотно пригнуты. Через 48 часов разница во внешнем виде обеих групп все еще была велика; однако у листьев, где мясо лежало сбоку, щупальца пластинки и близкие к краю на противоположной стороне несколько загнулись, что следовало приписать большому размеру кубиков. Наконец, мы можем вывести из этих тридцати пяти опытов, не считая предыдущих шести или семи, то заключение, что двигательный импульс передается от любой отдельной железки или небольшой группы железок через пластинку другим щупальцам легче и успешнее в продольном, чем в поперечном направлении.

Пока железки остаются в состоянии раздражения (а оно может длиться много дней, даже до одиннадцати, как это бывает при соприкосновении с фосфорнокислой известью), они продолжают сообщать двигательный импульс основным, изгибающимся частям своих собственных ножек, так как в противном случае ножки выпрямились бы. Большая разница во времени, в продолжение которого щупальца остаются загнутыми над неорганическими предметами и над предметами той же величины, содержащими растворимое азотистое вещество, подтверждает этот вывод. Но интенсивность импульса, который передает раздражаемая железка, начавшая изливать кислое выделение и в то же время поглощающая, повидимому, очень мала сравнительно с тем импульсом, который железка передает в самом начале раздражения. Так, например, когда кусочки мяса умеренной величины были помещены с одной стороны пластинки, а щупальца на пластинке и близ края на противоположной стороне загнулись, так что их железки наконец прикоснулись к мясу и стали поглощать вещество из него, они не сообщили никакого двигательного импульса внешним рядам щупалец на своей стороне, потому что те совсем не загнулись. Однако, если бы мясо было помещено на железки этих же самых щупалец прежде, чем они начали давать обильное выделение и поглощать, они, без сомнения, передали бы импульс внешним рядам. Тем не менее, когда я дал немного фосфорнокислой извести, которая служит чрезвычайно сильным возбуждающим средством, нескольким близким к краю щупальцам, уже в значительной степени загнувшимся, но еще не пришедшим в соприкосновение с фосфорнокислой известью, предварительно помещенной на две железки в центре пластинки, внешние щупальца на той же стороне обнаружили реакцию.

Немедленно после того, как железка получила раздражение, двигательный импульс распространяется в течение немногих секунд, как мы знаем по изгибанию щупальца; повидимому, вначале он передается с гораздо большей силой, чем позже. Так, например, в вышеописанном случае, когда маленькая муха была естественным образом поймана несколькими железками с одной стороны листа, импульс был медленно передан от них через всю ширину листа и вызвал временное загибание противоположных щупалец; но железки, которые оставались в соприкосновении с насекомым, хотя и продолжали в течение нескольких дней

посылать импульс вниз по своим собственным ножкам к месту изгиба, не воспрепятствовали щупальцам противоположной стороны быстро выпрямиться. Следовательно, двигательный импульс сначала должен был быть гораздо сильнее, чем впоследствии.

Когда какой-либо предмет помещен на пластинку, и окружающие щупальца загибаются, их железки дают более обильное выделение, и оно становится кислым,— следовательно некоторый импульс посылается к ним от железок пластинки. Это изменение характера и количества выделения не может зависеть от загибания щупалец, так как железки коротких центральных щупалец выделяют кислоту, когда на них помещен предмет, хотя сами эти щупальца не загибаются. Поэтому я пришел к заключению, что железки пластинки посылают некоторый импульс вверх по окружающим щупальцам к их железкам, которые, в свою очередь, отражают двигательный импульс к своим основным частям; но этот взгляд вскоре оказался ошибочным. При помощи многих опытов было найдено, что щупальца, железки которых вплотную отрезаны острыми ножницами, часто загибаются и снова выпрямляются, причем попрежнему кажутся здоровыми. Одно щупальце, за которым я следил, оставалось здоровым в течение десяти дней после операции. Поэтому я отрезал железки у двадцати пяти щупалец в разное время и на разных листьях: семнадцать из них вскоре загнулись, а после выпрямились. Выпрямление началось приблизительно через 8 или 9 часов и окончилось через 22—30 часов, считая со времени загибания. День или два спустя на пластинки этих семнадцати листьев было положено сырое мясо со слюною; на следующий день при осмотре семь обезглавленных щупалец оказались пригнутыми к мясу так же плотно, как и неповрежденные щупальца на тех же листьях; восьмое обезглавленное щупальце загнулось спустя еще три дня. С одного из этих листьев мясо было снято, поверхность листа обмыта струйкой воды, и через три дня обезглавленное щупальце выпрямилось во второй раз. Эти лишенные железок щупальца находились, однако, в ином состоянии сравнительно с теми, которые были снабжены железками и поглотили вещество из мяса, ибо протоплазма внутри их клеток подверглась аггрегации в гораздо меньшей степени. Из этих опытов над обезглавленными щупальцами становится очевидным, что по отношению к двигательному импульсу железки не действуют рефлекторно. подобно нервным узлам животных.

Но существует другое действие, именно аггрегация; это действие в некоторых случаях может быть названо рефлекторным и является единственным примером [рефлекса], известным нам в растительном царстве. Следует помнить, что этот процесс не зависит от предшествующего загибания щупалец, что мы ясно видим при погружении листьев в некоторые крепкие растворы. Он не зависит также и от усиленного выделения железок, что доказывают различные факты, особенно то. что сосочки, не дающие выделения, все-таки подвергаются аггрегации, если им дать углекислый аммоний или настой сырого мяса. Когда железка получает прямое раздражение каким бы то ни было способом, например от давления очень маленькой частицы стекла, прежде всего подвергается аггрегации протоплазма внутри клеток железки, затем в клетках, лежащих непосредственно под железкою, потом все ниже и ниже по щупальцам до их оснований,— если только стимул был достаточно силен и не вреден. Далее, при раздражении железок пластинки во внешних щупальцах происходит совершенно то же самое: аггрега-

ция всегда начинается в их железках, хотя они не испытали прямого раздражения, но получили только некоторый импульс от пластинки, чему доказательством служит их усиленное кислое выделение. Затем действие обнаруживается в протоплазме внутри клеток, расположенных непосредственно под железками, и так далее вниз из клетки в клетку до оснований щупалец. Этот процесс, повидимому, заслуживает, чтобы мы назвали его рефлекторным наподобие процесса, происходящего в то время, когда чувствительный нерв испытывает раздражение и несет возбуждение к узлу, который, в свою очередь, посылает некоторое влияние мускулу или железе, вызывая движение или усиленное выделение. Но в обоих этих случаях, действие, вероятно, совершенно различно по своей природе. После того как протоплазма в щупальце подвергнется аггрегации, ее обратное растворение всегда начинается в нижней части и медленно восходит вверх по ножке к железке, так что протоплазма, пришедшая в состояние аггрегации позже всего, растворяется раньше всего. Это, вероятно, зависит просто от того, что протоплазма по мере приближения к нижней части щупалец приходит в состояние аггрегации все слабее и слабее, что можно ясно видеть при слабом раздражении. Поэтому, как только действие, производящее аггрегацию, совершенно прекращается, обратное растворение естественным образом начинается в веществе, подвергшемся аггрегации в наименьшей степени, в самой нижней части щупальца, и заканчивается там ранее всего.

Направление пригнутых щупалец.— Если какую-нибудь частицу поместить на железку одного из внешних щупалец, то последнее неизменно движется к центру листа; то же самое происходит со всеми щупальцами листа, погруженного в какую-нибудь возбуждающую жидкость. Железки внешних щупалец образуют тогда кольцо вокруг средней части пластинки, как показано на одном из предыдущих рисунков (рис. 4, стр. 318). Короткие щупальца внутри этого кольца сохраняют свое вертикальное положение, как и тогда, когда на их железки помещен крупный предмет, или когда они поймают насекомое. В последнем случае пригибание коротких центральных щупалец, очевидно, было бы бесполезно, так как их железки уже находятся в соприкосновении с добычей.

Результат бывает совсем иной при раздражении отдельной железки на одной стороне пластинки или небольшой группы их. Они посылают импульс к окружающим щупальцам, которые на этот раз загибаются не к центру листа, но к точке раздражения. Мы обязаны этим чрезвычайно важным наблюдением Ничке; * после того, как я прочел его работу несколько лет назад, я не раз проверял его наблюдение. Если поместить крошечный кусочек мяса при помощи иглы на отдельную железку или на три-четыре железки вместе, на половине расстояния между центром и окружностью пластинки, то ясно обнаруживается, что движение окружающих щупалец направлено в определенную точку. Здесь воспроизведен точный рисунок листа, на котором мясо находится в таком положении (рис. 10); мы видим, что щупальца, в том числе и несколько внешних, направлены прямо в ту точку, где лежит мясо. Но гораздо лучше другой прием: помещать частицу фосфорнокислой извести, смоченной слюною, на отдельную железку с одной стороны пластинки большого листа, и другую частицу на отдельную железку с противоположной стороны.

* «Bot. Zeitung», 1860, S. 240.

В четырех таких опытах раздражение было недостаточным для того, чтобы оказать действие на внешние щупальца, но все ближайшие к обеим точкам щупальца направились к ним, так что на пластинке одного и того же листа составились два колеса: ножки щупалец образовали спицы, а железки, собравшись в кучку над [частицей] фосфорнокислой извести, изобразили ступицы. Точность, с которой каждое щупальце было направлено к частице, была удивительна; в некоторых случаях я не мог найти ни одного уклонения от полной правильности. Таким образом, хотя короткие щупальца на середине пластинки не загибаются при прямом раздражении их железок, однако, получив двигательный импульс из какой-нибудь точки, лежащей сбоку, они и сами направляются к этой точке наравне со щупальцами, расположенными по краям пластинки.

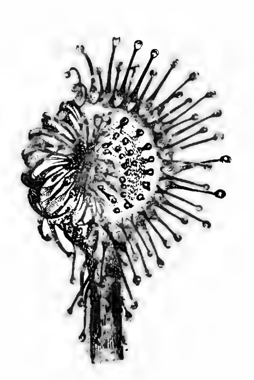


Рис. 10. *Drosera rotundifolia*
Лист (увелич.) со щупальцами, пригнувшимися к кусочку мяса, который был помещен на пластинке сбоку.

В этих опытах те короткие щупальца пластинки, которые направились бы к центру, если бы лист был погружен в возбуждающую жидкость, загнулись теперь как раз в противоположном направлении, т. е. к окружности. Итак, эти щупальца отклонились на целых 180° от того направления, которое они приняли бы, если бы их собственные железки получили раздражение, и которое можно рассматривать как нормальное. На щупальцах этих нескольких листьев можно было наблюдать все переходы между этим самым большим из возможных отклонений и отсутствием всякого отклонения от нормального направления. Хотя направление щупалец вообще было точным, однако те, которые находились близ окружности одного листа, были не вполне точно направлены к частице фосфорнокислой извести, лежавшей в довольно отдаленной точке с противоположной стороны пластинки. Казалось, будто двигательный импульс, проходя в поперечном направлении почти через всю ширину пластинки, несколько отклонился от правильного пути. Это наблюдение согласуется с тем, что мы уже знаем относительно менее свободной передачи импульса в поперечном направлении по сравнению с продольным. В некоторых других случаях внешние щупальца, повидимому, не были способны к такому точному движению, как щупальца более короткие и более близкие к центру.

Ничего не могло быть поразительнее вида вышеупомянутых четырех листьев; у каждого из них щупальца были направлены прямо к двум комочкам фосфорнокислой извести, лежавшим на их пластинках. Можно было вообразить, что перед нами низко организованное животное, схватившее добычу конечностями. По отношению к Drosera объяснение этой способности к точному движению, без сомнения, лежит в том, что двигательный импульс расходится во всех направлениях; какой бы стороны щупальца он ни достиг раньше всего, эта сторона сокращается, а щупальце, следовательно, загибается к точке раздражения. Ножки щупалец приплюснуты или овальны в разрезе. Близ оснований коротких центральных щупалец приплюснутая или широкая сторона состоит,

приблизительно, из пяти продольных рядов клеток, у внешних щупалец пластинки она состоит приблизительно из шести-семи, а у самых крайних щупалец более чем из двенадцати рядов. Так как приплюснутые основания состоят, таким образом, лишь из немногих рядов клеток, точность движений щупалец становится еще более замечательной; ибо когда двигательный импульс достигает основания щупальца под очень острым углом к его широкой поверхности, то он может действовать сначала едва ли более чем на одну-две клетки с одного края, а между тем сокращение этих клеток должно передвинуть все щупальце в надлежащем направлении. Может быть, именно потому, что внешние ножки очень приплюснуты, они пригибаются к точке раздражения менее точно, чем более центральные. Надлежащим образом направленное движение щупалец является не единственным случаем в растительном царстве, так как усики многих растений загибаются в ту сторону, которая испытывает прикосновение; но пример Drosera гораздо интереснее, так как здесь щупальца не раздражаются непосредственно, но получают импульс из отдаленной точки; тем не менее, они правильно загибаются к этой точке.

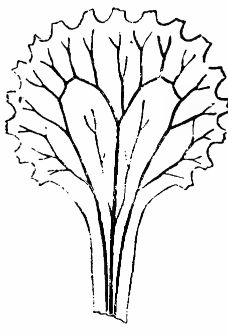


Рис. 11. *Drosera rotundifolia*

Схематический рисунок, изображающий распределение сосудистых пучков в небольшом листе.

О природе тканей, через которые передается двигательный импульс.— Сначала необходимо вкратце описать расположение главных сосудисто-волокнистых пучков. Они показаны на прилагаемом схематическом рисунке (рис. 11) *небольшого* листа. Маленькие сосуды отходят от соседних пучков во все многочисленные щупальца, которыми усеяна поверхность; но здесь они не изображены. Центральный пучок, проходящий по черешку, раздваивается близ центра листа; каждая ветвь раздваивается еще и еще, в соответствии с размерами листа. Этот центральный пучок дает в самом низу в обе стороны по тонкой ветви, которые можно назвать второстепенными боковыми ветвями. Каждая сторона листа имеет также по главной боковой ветви или пучку, который двоится, как и остальные. Раздвоение не означает деления какого-либо отдельного сосуда: делится надвое весь пучок. Рассмотрев любую сторону листа, мы увидим, что ветвь, идущая от большого центрального раздвоения, соединяется с ветвью, идущей от бокового пучка, и что существуют еще меньшие анастомозы между двумя главными ветвями бокового пучка. Расположение сосудов у большого анастомоза очень сложно; здесь сосуды, сохраняя прежний диаметр, часто образуются путем соединения притупленных концов двух сосудов; но открываются ли эти концы один в другой своими соприкасающимися поверхностями, мне неизвестно. Посредством этих двух соединений все сосуды на одной и той же стороне листа приводятся в некоторую связь. Близ окружности более крупных листьев раздваивающиеся ветви также тесно соединяются, а потом снова делятся, образуя непрерывную зигзагообразную линию сосудов вдоль всей окружности. Но слияние сосудов в этой зигзагообразной линии, повидимому, гораздо менее тесно, чем в главном соединении. Следует прибавить, что расположение сосудов

несколько различно на разных листьях и даже на противоположных сторонах одного и того же листа, но главное соединение всегда оказывается налицо.

В первых моих опытах с кусочками мяса, помещенными с одной стороны пластинки, случилось так, что ни одно щупальце на противоположной стороне не загнулось; а когда я увидал, что сосуды одной и той же стороны все связаны между собою посредством двух соединений, между тем как ни один сосуд не переходит на противоположную сторону, мне показалось вероятным, что двигательный импульс проходит исключительно вдоль сосудов.

Для проверки этого предположения я разделил концом ланцета срединные жилки у четырех листьев поперек, как раз под главным раздвоением; а через два дня поместил довольно большие кусочки сырого мяса (это чрезвычайно сильное возбуждающее средство) близ центра пластинок, повыше надреза, т. е. несколько ближе к верхушке; при этом получились следующие результаты:

(1). Этот лист оказался несколько оцепеневшим: через 4 часа 40 минут (во всех случаях считая от того времени, когда было дано мясо) щупальца на верхушечном конце были слегка загнуты, но более нигде не загнулись; они оставались в таком положении три дня, а на четвертый день выпрямились. Потом лист был анатомирован, и срединная жилка вместе с обеими второстепенными боковыми ветвями оказалась перерезанной.

(2). Через 4 часа 30 минут многие щупальца на верхушечном конце хорошо загнулись. На следующий день пластинка и все щупальца на этом конце сильно загнулись и отделялись отчетливой поперечной линией от основной половины листа, которая не обнаружила ни малейшей реакции. Однако на третий день несколько коротких щупалец на пластинке близ основания очень слабо загнулись. При осмотре оказалось, что надрез шел поперек листа, как и в предыдущем случае.

(3). Через 4 часа 30 минут сильное загибание щупалец у верхушечного конца, которое в течение двух следующих дней нисколько не распространилось на основной конец. Надрез как и в предыдущих случаях.

(4). Я не наблюдал этого листа до истечения 15 часов: к этому времени все щупальца, кроме самых крайних, оказались одинаково хорошо загнутыми вокруг всего листа. При тщательном осмотре спиральные сосуды срединной жилки оказались несомненно перерезанными, но надрез с одной стороны не прошел через волокнистую ткань, окружающую эти сосуды, хотя прошел через эту ткань с другой стороны.*

Листья (2) и (3) имели очень любопытный вид: к ним подошло бы сравнение с человеком, у которого сломан спинной хребет и нижние конечности парализованы. За исключением того, что линия между двумя половинами была здесь поперечной, а не продольной, эти листья находились в таком же состоянии, как некоторые листья в прежних опытах, когда кусочки мяса были помещены с одной стороны пластинки. Пример листа (4) доказывает, что спиральные сосуды срединной жилки могут быть разрезаны, а двигательный импульс все-таки передается от верхушечного конца к основному; поэтому я сначала предположил, что двигательная сила посылается через плотно прилегающую волокнистую ткань и что если половина этой ткани остается неразрезанной, то этого достаточно для полной передачи. Но этому заключению про-

* Циглер производил подобные опыты, разрезая спиральные сосуды у *Drosera intermedia* («Comptes rendus», 1874, p. 1417), но пришел к результатам, значительно отличающимся от моих.

тиворечит тот факт, что ни один сосуд не проходит прямо с одной стороны листа на другую, а между тем, как мы видели, при помещении довольно большого кусочка мяса на одну сторону двигательный импульс передается, хотя и медленно и несовершенно, в поперечном направлении через всю ширину листа. Этот последний факт не может быть также объяснен предположением, что передача происходит через два анастомоза или через периферическую зигзагообразную соединительную линию, ибо в таком случае внешние щупальца противоположной стороны пластинки обнаружили бы действие раньше, чем более центральные, чего ни разу не случилось. Мы видели также, что самые крайние щупальца, повидимому, не обладают способностью передавать импульс соседним щупальцам; а между тем маленькие пучки сосудов, входящие в каждое краевое щупальце, посылают крошечную ветвь в щупальца, расположенные по обе стороны, чего я не наблюдал ни в каких других щупальцах; таким образом, краевые щупальца теснее других связаны между собою спиральными сосудами и однако они обладают гораздо меньшей способностью передавать друг другу двигательный импульс.

Но кроме этих различных фактов и доводов, мы имеем убедительное доказательство того, что двигательный импульс передается не по спиральным сосудам, по крайней мере не исключительно по ним, и не по ткани, непосредственно их окружающей. Мы знаем, что если поместить кусочек мяса на железку (после удаления ближайших соседних железок) в любой части пластинки, то все короткие окружающие щупальца пригибаются к нему почти одновременно и с большой точностью. Между тем на пластинке есть щупальца, например, близ оконечностей второстепенных боковых пучков (рис. 11), снабженные сосудами, которые сообщаются с ветвями, входящими в окружающие щупальца, только очень длинным и чрезвычайно обходным путем. Тем не менее, если поместить кусочек мяса на железку щупальца такого рода, все окружающие щупальца загибаются к нему с большой точностью. Возможно, что какой-нибудь импульс передается длинным и обходным путем, но, очевидно, невозможно, чтобы таким образом могло быть сообщено направление для точного загибания всех окружающих щупалец к точке раздражения. Импульс, без сомнения, передается по прямым лучеобразно расходящимся линиям от раздражаемой железки к окружающим щупальцам; поэтому он не может передаваться вдоль сосудисто-волокнистых пучков. Причина того, что перерезка центральных сосудов в вышеописанных случаях препятствовала передаче двигательного импульса от верхушечного конца листа к основному, могла заключаться в нарушении целости клеточной ткани на значительном протяжении. Впоследствии, когда мы будем говорить о Dionaea, мы увидим ясное подтверждение этому заключению, т. е. тому, что двигательный импульс не передается по сосудисто-волокнистым пучкам; к тому же заключению пришел и профессор Кон по отношению к Aldrovanda,— оба эти растения принадлежат к Droseraceae.

Если двигательный импульс передается не по сосудам, то для его передачи остается только клеточная ткань; строение этой ткани до некоторой степени объясняет, почему импульс так быстро спускается по длинным внешним щупальцам и гораздо медленнее идет поперек листовой пластинки. Мы поймем также, почему он быстрее пересекает пластинку в продольном, чем в поперечном направлении; хотя он может пройти в любом направлении, но для этого требуется более продол-

жительное время. Мы знаем, что один и тот же стимул вызывает движение щупалец и аггрегацию протоплазмы и что оба эти действия возникают в железках в течение одного и того же краткого промежутка времени и отсюда распространяются дальше. Поэтому представляется вероятным, что двигательный импульс заключается первоначально в молекулярном изменении протоплазмы, которое, достигнув достаточной степени развития, становится ясно видимым и было названо нами аггрегацией; впрочем, я еще вернусь к этому предмету. Мы знаем, далее, что при передаче вызывающего аггрегацию процесса главное препятствие представляет прохождение через поперечные клеточные стенки, ибо при распространении аггрегации вниз по щупальцам содержимое каждой последовательной клетки превращается в туманную массу почти мгновенно. Отсюда мы можем заключить, что двигательный импульс подобным же образом больше всего задерживается при прохождении через клеточные стенки.

Большая быстрота передачи импульса вниз по длинным внешним щупальцам сравнительно с передачею поперек пластинки может быть в значительной мере приписана тому, что распространение его тесно ограничено пределами узкой ножки и он не расходится лучеобразно во все стороны, как в пластинке. Но помимо такого ограничения, имеет значение еще и то, что внешние клетки щупалец вдвое длиннее клеток пластинки; таким образом, на участке щупальца данной длины импульс должен пройти лишь через половинное число поперечных перегородок по сравнению с таким же расстоянием на пластинке: в той же пропорции должна уменьшиться и задержка импульса. Кроме того, как видно на разрезах внешних щупалец, данных д-ром Вармингом,* паренхиматические клетки оказываются еще более удлиненными: эти клетки и представляли бы самый прямой путь, связывающий железку с местом изгиба щупальца. Если импульс спускается по наружным клеткам, ему нужно пересечь от двадцати до тридцати поперечных перегородок: при распространении по внутренней паренхиматической ткани — несколько менее. В обоих случаях замечательно, что импульс способен пройти через такое количество перегородок, спускаясь почти по всей длине ножки, и подействовать на место изгиба в течение десяти секунд. Но я не понимаю, почему импульс, спустившись так быстро по одному из самых крайних щупалец (около $^1/_{20}$ дюйма длиною), никогда, насколько я видел, не действует на соседние щупальца. Это явление можно отчасти объяснить тем, что много энергии тратится на быструю передачу.

У большинства клеток листовой пластинки, как поверхностных, так и более крупных, образующих пять или шесть нижележащих слоев, длина приблизительно в четыре раза превышает ширину. Они расположены почти продольно, расходясь лучами от черешка. Поэтому двигательный импульс, при передаче его поперек пластинки, должен пройти почти вчетверо больше клеточных стенок, чем при передаче в продольном направлении, и, следовательно, этот процесс был бы очень замедлен в первом случае. Клетки пластинки конвергируют у оснований щупалец и таким образом приспособлены к передаче им двигательного импульса со всех сторон. В общем, расположение и форма клеток как в пластинке, так и в щупальцах проливают много света на скорость и способ распро-

* «Videnskabelige Meddelelser de la Soc. d'Hist. nat. de Copenhague», №№ 10—12, 1872, гравюры IV и V.

странения двигательного импульса. Но далеко не ясно, почему импульс, идущий от железок внешних рядов щупалец, склонен направляться в стороны и к центру листа, а не центробежно.

Механизм движений и природа двигательного импульса.— Как бы ни происходило движение, внешние щупальца, если принять во внимание их нежность, загибаются с большой силой. Щетинка, которую я держал так, что она выступала из ручки на 1 дюйм, изогнулась, когда я пытался приподнять ею загнутое щупальце, которое было немного тоньше щетинки. Объем, или размер, движения тоже велик. Вполне выпрямленные щупальца при загибании описывают дугу в 180°; если же они были первоначально отогнуты, как это часто случается, дуга бывает значительно больше. Вероятно, сокращаются главным образом или исключительно поверхностные клетки в месте изгиба, ибо внутренние клетки имеют очень нежные стенки и так малочисленны, что едва ли могли бы вызвать точное пригибание щупальца к определенной точке. Несмотря на тщательный осмотр, я никогда не мог заметить сморщивания поверхности в месте изгиба, даже в том случае, когда щупальце ненормальным образом изгибалось в полное кольцо при обстоятельствах, которые сейчас будут упомянуты.

Не все клетки, через которые проходит двигательный импульс, реагируют на него. При раздражении железки одного из длинных внешних щупалец верхние клетки не обнаруживают ни малейшей реакции; приблизительно на середине длины щупальца начинается слабый изгиб, но главное движение ограничено коротким участком близ основания; внутренние же щупальца не изгибаются ни в какой части, кроме участка при основании. Что касается пластинки листа, то двигательный импульс может передаваться через много клеток от центра к окружности, не вызывая в них никакой реакции, или же они могут обнаружить значительную реакцию, и тогда пластинка сильно загибается. В последнем случае движение, повидимому, зависит отчасти от силы стимула и отчасти от его природы, как, например, при погружении листьев в некоторые жидкости.

Способность к движению, проявляемую различными растениями при раздражении, авторитетные ученые объясняли быстрым выделением жидкости из определенных клеток, которые до этого находились в состоянии напряжения и поэтому немедленно сокращаются. * Такова ли или нет первоначальная причина подобных движений, жидкость должна выходить из замкнутых клеток, когда они сокращаются или испытывают сжатие в одном направлении, если только они одновременно не растягиваются в каком-нибудь другом направлении. Например, можно видеть, как высачивается жидкость на поверхности всякого молодого и сильного побега, если медленно сгибать его в дугу. ** У Drosera, несомненно, происходит сильное движение жидкости внутри щупалец, когда они образуют изгиб. Можно найти много листьев, у которых пурпурная жидкость внутри клеток имеет одинаково темный цвет на верхней и на нижней сторонах щупалец, простираясь также вниз с обеих сторон на одинаковое расстояние по направлению к их основаниям. Если щупальца такого листа будут раздражены и придут в движение, то через несколько часов мы обыкновенно находим, что клетки

* Sachs, «Traité de Bot.». 3-е изд., 1874, стр. 1038. Кажется, этот взгляд был впервые высказан Ламарком.

** Ibid., p. 919.

на вогнутой стороне гораздо бледнее прежнего или совершенно бесцветны, тогда как клетки на выпуклой стороне стали гораздо темнее. В двух случаях, когда на железки были помещены кусочки волоса и когда по прошествии 1 часа 10 минут щупальца пригнулись к центру листа до половины расстояния, отделяющего их от него, это изменение окраски на обеих сторонах было очень заметно. В другом случае, после того как на одну железку был помещен кусочек мяса, я наблюдал время от времени, как пурпурная жидкость медленно переходила из верхней части в нижнюю, спускаясь по выпуклой стороне загибающегося щупальца. Но из этих наблюдений не следует, что клетки на выпуклой стороне во время акта загибания наполняются бо́льшим количеством жидкости, чем то, которое они содержали раньше; ибо жидкость может в течение всего этого времени переходить в пластинку или в железки, которые тогда дают обильное выделение.

Загибание щупалец при погружении листьев в густую жидкость и их последующее выпрямление в жидкости менее густой доказывают, что выход жидкости из клеток или поступление ее в клетки может вызвать движения, подобные естественным. Но вызванное таким способом загибание часто бывает неправильным, причем внешние щупальца иногда изгибаются спиралью. Другие неестественные движения также могут быть вызваны соприкосновением с густыми жидкостями, например, помещением капель сиропа на нижние стороны листьев и щупалец. Такие движения можно сравнить с искривлениями, которые испытывают многие растительные ткани, будучи подвергнуты экзосмозу. Поэтому сомнительно, проливают ли такие движения какой-либо свет на движения естественные.

Если мы допустим, что выход жидкости наружу является причиной загибания щупалец, мы должны предположить, что клетки до акта загибания находятся в состоянии сильного напряжения и что они необычайно эластичны, ибо в противном случае сокращение их не могло бы заставить щупальца описывать дугу часто свыше 180°. Профессор Кон в своей интересной работе * о движениях тычинок у некоторых сложноцветных утверждает, что эти органы в мертвом состоянии эластичны, как резиновые нити, и бывают тогда вдвое короче, чем при жизни. Он полагает, что живая протоплазма внутри их клеток обыкновенно находится в напряженном состоянии, но раздражение ее парализует, или, если так можно сказать, вызывает временную ее смерть; тогда проявляется эластичность клеточных стенок, обусловливающая сокращение тычинок. Однако клетки на верхней или вогнутой стороне изгибающейся части у щупалец Drosera, повидимому, не находятся в состоянии напряжения и не обладают высокой эластичностью; ибо, если лист внезапно убить или если он медленно умирает, то не верхние, а нижние стороны щупалец сокращаются вследствие эластичности. Поэтому мы можем заключить, что движения щупалец нельзя объяснить эластичностью, присущей каким-либо определенным их клеткам, которой противодействует состояние растяжения клеточного содержимого пока клетки живы и не испытывают раздражения.

Другими физиологами был высказан несколько иной взгляд, а именно, что протоплазма при раздражении сокращается, подобно мягкой саркоде мышц у животных. У Drosera жидкость внутри клеток щупалец

* «Abhandl. der Schles. Gesell. für vaterl. Kultur». 1861, тетрадь 1. Превосходное извлечение из этой статьи дано в «Annals and Mag. of Nat. Hist.», 3rd series, 1863, vol. IX, pp. 188—197.

в месте изгиба представляется под микроскопом водянистою и однородною, а после аггрегации состоит из маленьких, мягких комочков вещества, подвергающихся беспрерывным изменениям формы и плавающих в почти бесцветной жидкости. Эти комочки вполне растворяются при расправлении щупалец. Представляется почти невозможным, чтобы такое вещество обладало какою-либо механической силой; но если бы вследствие какого-нибудь молекулярного изменения оно заняло меньше места, чем прежде, то, без сомнения, клеточные стенки спались бы и сократились. Но в этом случае можно было бы ожидать, что на стенках появятся складки, а их ни разу нельзя было заметить. Кроме того, содержимое всех клеток, повидимому, бывает совершенно одинаковым как до аггрегации, так и после нее, а между тем сокращается лишь небольшое число клеток при основании, остальная же часть щупальца остается прямой.

Третий взгляд, которого придерживаются некоторые физиологи, хотя большинство других его отвергает, состоит в том, что вся клетка, включая и стенки, сокращается активно. Если стенки состоят только из безазотистой клетчатки, то это мнение в высшей степени неправдоподобно; но едва ли можно сомневаться в том, что они должны быть пропитаны белковым веществом, по крайней мере, пока они растут.[27] Кроме того, повидимому, нет ничего невероятного в предположении, что клеточные стенки у Drosera сокращаются, если принять во внимание их высокую организацию: по отношению к железкам это доказывается их способностью к поглощению и выделению и их чрезвычайной чувствительностью, благодаря которой на них оказывает действие давление мельчайших частиц. Клеточные стенки ножек также пропускают различные импульсы, вызывающие движение, усиленное выделение и аггрегацию. В общем, предположение, что стенки определенных клеток сокращаются, причем в то же время выталкивается наружу часть содержащейся в них жидкости, может быть, лучше всего согласуется с наблюдаемыми фактами. Если отвергнуть этот взгляд, то наиболее правдоподобным будет тот, что жидкое содержимое клеток сжимается вследствие изменения его молекулярного строения и вслед за тем происходит спадение стенок. Как бы то ни было, движение едва ли можно приписывать эластичности стенок в соединении с предшествующим состоянием напряжения.[28]

Что касается характера двигательного импульса, передаваемого от железок вниз по ножкам и поперек пластинки, то представляется довольно вероятным, что этот импульс очень близок к тому влиянию, которое вызывает аггрегацию протоплазмы внутри клеток железок и щупалец. Мы видели, что обе силы возникают в железках одновременно и в течение нескольких секунд распространяются отсюда дальше; вызывают их также одинаковые причины. Аггрегация протоплазмы продолжается почти столько же времени, сколько щупальца остаются пригнутыми, хотя бы это длилось более недели; но протоплазма снова растворяется у места изгиба незадолго до выпрямления щупалец, показывая этим, что причина, вызывавшая процесс аггрегации, совершенно перестала действовать. Под влиянием углекислоты как процесс аггрегации, так и двигательный импульс передаются вниз по щупальцам очень медленно. Мы знаем, что процесс аггрегации задерживается при прохождении через клеточные стенки, и имеем веские причины полагать, что стенки представляют такое же препятствие и для двигательного импульса, ибо в таком случае мы можем понять разницу в скорости

его передачи по продольной и поперечной линиям через листовую пластинку. При сильном увеличении первым признаком аггрегации бывает появление облачка и вскоре затем мельчайших крупинок в однородной пурпурной жидкости, находящейся внутри клеток; повидимому, это явление зависит от слияния молекул протоплазмы. С другой стороны, не представляется невероятным взгляд, что такая же тенденция, а именно, стремление молекул сближаться между собою, сообщается и внутренней поверхности клеточных стенок, находящихся в соприкосновении с протоплазмой; если же это так, то их молекулы должны сближаться одна с другой, а клеточные стенки — сокращаться.

Этот взгляд может встретить справедливое возражение, что при погружении листьев в различные крепкие растворы или при действии высокой температуры, выше 130° F (54,4° C), наступает аггрегация, но движения не происходит. Далее, разные кислоты и некоторые другие жидкости вызывают быстрое движение, но не вызывают аггрегации, или вызывают ее в ненормальной форме или лишь спустя большой промежуток времени; но так как большинство этих жидкостей более или менее вредно, то они могут задерживать процесс аггрегации, или препятствовать ему, повреждая или убивая протоплазму. Существует и другое, более важное различие между обоими процессами: когда железки на пластинке раздражены, они передают вверх по окружающим щупальцам некоторый импульс, который действует на клетки у места изгиба, но не вызывает аггрегации, пока не достигнет железок; последние посылают тогда обратно какой-то другой импульс, вызывающий аггрегацию протоплазмы сначала в верхних, а потом в нижних клетках.

Выпрямление щупалец.— Это движение всегда бывает медленным и постепенным. При раздражении центра листа или при погружении листа в надлежащий раствор все щупальца загибаются прямо к центру, а потом отгибаются прямо от него. Но когда точка раздражения находится с одной стороны пластинки, окружающие щупальца пригибаются к ней, а следовательно загибаются косо по отношению к своему нормальному направлению; когда они затем выпрямляются, они отгибаются назад вкось, чтобы принять свое первоначальное положение. Щупальца, наиболее отдаленные от точки раздражения, где бы она ни находилась, испытывают действие после всех и слабее всех; вероятно, вследствие этого они выпрямляются первыми. Согнутая часть плотно пригнутого щупальца находится в состоянии активного сокращения, что доказывается следующим опытом. На лист было помещено мясо; после того как щупальца плотно пригнулись и совершенно перестали двигаться, я отрезал от пластинки узкие полоски с прикрепленными к ним несколькими внешними щупальцами и положил их боком под микроскоп. После нескольких неудач мне удалось отрезать выпуклую поверхность согнутой части щупальца. Движение немедленно возобновилось, и уже сильно согнутый участок продолжал сгибаться, пока не образовал полного кольца, причем прямая, верхушечная часть щупальца продолжала двигаться по одну сторону полоски. Итак, выпуклая поверхность должна была предварительно находиться в напряжении, достаточном для противодействия напряжению вогнутой поверхности, которая, будучи освобождена, скрутилась в полное кольцо.

Щупальца выпрямленного и нераздраженного листа обладают умеренной упругостью и эластичностью; если их сгибать иглою, то верхний конец уступает легче, чем основная и более толстая часть, которая

только одна способна загибаться. Упругость этой основной части щупальца, повидимому, зависит от напряжения внешней поверхности, уравновешивающего стремление клеток внутренней поверхности к активному и постоянному сокращению. Я полагаю, что это так, ибо если лист окунуть в кипящую воду, то щупальца внезапно отгибаются, а это, повидимому, указывает, что напряжение внешней поверхности механическое, тогда как напряжение внутренней поверхности связано с жизнью клеток и мгновенно уничтожается кипящей водой. Таким образом, мы можем также понять, почему щупальца, по мере того как они становятся старыми и слабыми, понемногу принимают сильно отогнутое положение. Если лист, щупальца которого плотно пригнуты, окунуть в кипящую воду, то они немного приподнимаются, но выпрямляются далеко не вполне. Это может зависеть от того, что высокая температура быстро уничтожает напряжение и эластичность клеток выпуклой поверхности; но я думаю, что едва ли напряжение их когда-либо бывает достаточным, чтобы вернуть щупальца в первоначальное положение, для чего они часто должны пройти дугу свыше чем в 180°. Более вероятно, что жидкость, которая, как нам известно, перемещается вдоль щупалец во время акта пригибания, снова медленно поступает в клетки выпуклой поверхности, причем напряжение их постепенно и постоянно увеличивается.

Повторение главных фактов и соображений, изложенных в этой главе, будет приведено в конце следующей главы.

ГЛАВА XI

ПОВТОРЕНИЕ ГЛАВНЫХ НАБЛЮДЕНИЙ НАД DROSERA ROTUNDIFOLIA

Так как в большей части глав были приведены обзоры их содержания, здесь будет достаточно повторить, по возможности коротко, главные факты. В первой главе было дано предварительное описание строения листьев и способа, которым они ловят насекомых. Эта ловля производится при помощи капель чрезвычайно липкой жидкости, окружающих железки, и при помощи движения щупалец внутрь. Так как растения получают этим путем бо́льшую часть своего питания, их корни очень слабо развиты; они часто растут в таких местах, где не может существовать почти никакое другое растение, кроме мхов. Железки могут не только давать выделение, но и поглощать. Они чрезвычайно чувствительны к разным возбуждающим средствам, а именно к повторным прикосновениям, к давлению мельчайших частиц, к поглощению животного вещества и различных жидкостей, к теплу и к действию гальванического тока. Я видел, как щупальце, на железке которого лежал кусочек сырого мяса, начало загибаться через 10 секунд, было сильно согнуто через 5 минут и достигло центра листа через полчаса. Пластинка листа часто изгибается так сильно, что образует чашечку, в которой лежит помещенный на пластинку объект.

При раздражении железка не только посылает некоторый импульс вниз по собственному щупальцу, вызывая его загибание, но и к окружающим щупальцам, которые тоже загибаются; таким образом, изгибающийся участок может реагировать на импульсы, полученные по противоположным направлениям, именно от железки, находящейся на верхушке того же самого щупальца, и от одной или нескольких железок соседних щупалец. Загнувшиеся щупальца спустя некоторое время выпрямляются, и в продолжение этого процесса железки дают менее обильное выделение или даже становятся сухими. Как только они начнут снова давать выделение, щупальца готовы опять притти в действие; это может повторяться по меньшей мере три раза, а, вероятно, и гораздо чаще.

Во второй главе было показано, что животные вещества, помещенные на пластинки, вызывают гораздо более быстрое и энергичное загибание, чем тела неорганические того же размера или чем простое механическое раздражение. Но еще резче различие сказывается в том, что щупальца остаются пригнутыми над телами, дающими растворимое и питательное вещество, дольше, чем над теми, которые такого вещества не дают. Чрезвычайно мелкие частицы стекла, золы, волоса, нитки, осажденного мела и т. д., помещенные на железки внешних щупалец,

заставляют их загибаться. Если частица не проникнет сквозь выделение и не придет в действительное соприкосновение с поверхностью железки какою-нибудь одною точкой, она не оказывает никакого действия. Чтобы вызвать движение, достаточно маленького кусочка тонкого человеческого волоса в $^8/_{1000}$ дюйма (0,203 мм) длиною и весом всего в $^1/_{78740}$ грана (0,000822 мг), хотя его в значительной степени поддерживает густое выделение. Невероятно, чтобы в этом случае давление превышало одну миллионную долю грана. Даже более мелкие частицы вызывают слабое движение, что можно было видеть в лупу. Частицы более крупные, чем те, размеры которых были приведены, не вызывают никакого ощущения, будучи положены на язык,— одно из самых чувствительных мест человеческого тела.

Движение наступает, если прикоснуться на мгновение к железке три-четыре раза; но если тронуть ее только раз или два, хотя бы и со значительной силой и твердым предметом, щупальце не загибается. Таким образом, растение избавляется от многих бесполезных движений, ибо при сильном ветре железки едва ли могут избежать случайных соприкосновений с листьями соседних растений. Нечувствительные к отдельному прикосновению, они в высшей степени восприимчивы, как только что указано, к малейшему давлению, если оно продолжается несколько секунд; эта особенность, очевидно, оказывает растению услугу при ловле мелких насекомых. Даже комары, если они становятся на железки своими нежными ножками, быстро и плотно обхватываются. Железки нечувствительны к весу и повторным ударам тяжелых дождевых капель, что также избавляет растения от многих бесполезных движений.

Описание движений щупалец было прервано в третьей главе, чтобы описать процесс аггрегации. Этот процесс всегда начинается в клетках железок, содержимое которых прежде всего становится мутным; это явление наблюдалось через 10 секунд после раздражения железки. Вскоре, иногда менее чем через минуту, в клетках, расположенных под железками, показываются крупинки, едва различимые при очень сильном увеличении; затем они собираются в крошечные шарики. Потом этот процесс распространяется вниз по щупальцам, приостанавливаясь на короткое время у каждой поперечной перегородки. Мелкие шарики сливаются в более крупные или в овальные, булавовидные, нитчатые, бусообразные или иного вида массы протоплазмы, которые, плавая в почти бесцветной жидкости, обнаруживают непрерывные произвольные изменения формы. Они часто сливаются и снова делятся. Если железка была раздражена очень сильно, действие обнаруживается во всех клетках до основания щупалец. В клетках, особенно если они наполнены темнокрасной жидкостью, первой ступенью процесса часто бывает образование темнокрасной мешкообразной массы протоплазмы, которая потом делится и подвергается обычным многократным изменениям формы. Прежде чем произойдет аггрегация, в постенном слое бесцветной протоплазмы, содержащей крупинки (первичный мешочек Моля), наблюдается движение; этот слой становится еще отчетливее после того, как содержимое отчасти соберется в шарики или мешкообразные массы. Но спустя некоторое время крупинки притягиваются к центральным массам и соединяются с ними; тогда уже нельзя различить циркулирующий [вдоль стенок] слой, но внутри клеток все еще наблюдается ток прозрачной жидкости.

Аггрегацию вызывают почти все возбуждающие средства, которые являются причиной движения, как, например, двукратное или троекратное прикосновение к железкам, давление крошечных неорганических частиц, поглощение различных жидкостей, даже продолжительное пребывание в дестиллированной воде, экзосмоз и нагревание. Из многих возбуждающих средств, с которыми были сделаны опыты, углекислый аммоний оказался энергичнее всех и действует всего быстрее; дозы в $^1/_{134400}$ грана (0,00048 мг), данной отдельной железке, достаточно, чтобы вызвать в течение часа хорошо выраженную аггрегацию в верхних клетках щупальца. Процесс продолжается лишь до тех пор, пока протоплазма находится в состоянии жизнедеятельности и снабжена кислородом.

Была ли железка раздражена непосредственно или получила импульс от других, отдаленных железок, всегда результат бывает совершенно одинаков во всех отношениях. Но есть одно важное различие: когда раздражены центральные железки, они передают центробежно импульс вверх по ножкам внешних щупалец к их железкам; а самый процесс аггрегации идет центростремительно, от железок внешних щупалец вниз по их ножкам. Итак, возбуждающее влияние, передаваемое из одной части листа в другую, должно отличаться от того, которое вызывает самую аггрегацию. Этот процесс не зависит от того, что железки дают выделение обильнее прежнего; он не зависит также и от пригибания щупалец. Он продолжается, пока щупальца остаются пригнутыми, а как только они вполне выпрямятся, все комочки протоплазмы снова растворяются; клетки наполняются однородной пурпурной жидкостью, как было до раздражения листа.

Так как процесс аггрегации может быть вызван несколькими прикосновениями или давлением нерастворимых частиц, он, очевидно, не зависит от поглощения какого-либо вещества и, вероятно, имеет молекулярную природу. Даже если этот процесс вызван поглощением углекислой или другой соли аммония или же мясного настоя, он, повидимому, имеет совершенно одинаковый характер. Протоплазматическая жидкость, на которую оказывают действие такие слабые и разнородные причины, должна, очевидно, находиться в необычайно неустойчивом состоянии. Физиологи полагают, что когда нерв испытывает прикосновение и передает влияние другим частям нервной системы, в нем происходит молекулярное изменение, хотя для нас оно невидимо. Поэтому весьма интересно наблюдать, как действует на клетки железок давление кусочка волоса, весящего только $^1/_{78700}$ грана и в значительной степени поддерживаемого густым выделением; это крайне слабое давление вскоре вызывает в протоплазме видимое изменение, которое передается вниз по всей длине щупальца и, наконец, придает ему крапчатый вид, заметный даже для невооруженного глаза.

В четвертой главе было показано, что листья, помещенные на короткое время в воду при температуре 110° F (43,3°С), несколько загибаются и становятся также чувствительнее прежнего к действию мяса. Будучи подвергнуты действию температуры от 115 до 125° (46,1—51,6°С), они быстро загибаются, а протоплазма приходит в состояние аггрегации; если их поместить затем в холодную воду, они расправляются. При температуре в 130° F (54,4°С) не происходит немедленного загибания, но листья парализуются лишь временно, так как, будучи оставлены в холодной воде, они часто загибаются, а потом расправляются. У одного листа после такого опыта я ясно видел протоплазму

в движении. В подобных же опытах у других листьев, погруженных затем в раствор углекислого аммония, наступала резкая аггрегация. Листья, погруженные в холодную воду, после действия такой высокой температуры, как 145° (62,7° С), иногда слегка загибаются, хотя и медленно: после этого их клеточное содержимое подвергается сильной аггрегации от углекислого аммония. Но продолжительность погружения имеет важное значение, так как если листья пролежат в воде при 145° (62,7°С) или даже только при 140° (60°С), пока она не остынет, они погибают, а содержимое железок становится белым и непрозрачным. Последний результат, повидимому, зависит от свертывания белка и почти всегда наступал даже от кратковременного действия температуры в 150° (65,5°С); но разные листья и даже отдельные клетки одного и того же щупальца в значительной степени различаются по своей способности противостоять нагреванию. Если нагревание было не настолько сильным, чтобы свернуть белок, углекислый аммоний затем вызывает аггрегацию.

В пятой главе были приведены результаты опытов, в которых я помещал капли различных азотистых и безазотистых органических жидкостей на пластинки листьев; оказалось, что листья почти безошибочно открывают присутствие азота. Отвар зеленого гороха или свежих капустных листьев действует почти так же энергично, как и настой сырого мяса, между тем как настой капустных листьев, приготовленный просто продолжительным настаиванием листьев в теплой воде, гораздо менее активен. Отвар листьев злаков действует слабее, чем отвар зеленого гороха или капустных листьев.

Эти результаты побудили меня исследовать, может ли Drosera растворять твердое животное вещество. Опыты, доказывающие, что листья способны к настоящему пищеварению и что железки поглощают переваренное вещество, приведены подробно в шестой главе. Эти опыты, может быть, самые интересные из всех моих наблюдений над Drosera, так как раньше не было определенных сведений о существовании такой способности в растительном царстве.[29] Интересен также тот факт, что железки пластинки при раздражении передают некоторое влияние железкам внешних щупалец, заставляя их давать более обильное и более кислое выделение, как будто эти железки были непосредственно раздражены помещенным на них предметом. Желудочный сок животных, как хорошо известно, содержит кислоту и фермент, которые оба необходимы для пищеварения; то же самое мы находим в выделении у Drosera. При механическом раздражении желудка животного он выделяет кислоту; когда же я помещал частицы стекла и другие подобные предметы на железки Drosera, выделение их, а также окружающих незатронутых железок увеличивалось количественно и становилось кислым. Но, по Шиффу, желудок животного не выделяет свойственного ему фермента, пепсина, пока не будут всосаны определенные вещества, которые он называет пептогенами: из моих опытов, повидимому, следует, что некоторое вещество должно быть поглощено железками Drosera, прежде чем они выделят свойственный им фермент. Тот факт, что выделение содержит фермент, который действует на твердое животное вещество только в присутствии кислоты, был ясно доказан прибавлением очень малых доз щелочи, которая совершенно останавливала процесс пищеварения, возобновлявшийся немедленно после нейтрализации щелочи небольшим количеством слабой соляной кислоты. Посредством опытов, произведенных над большим числом веществ, было найдено, что на те

вещества, которые растворяются выделением Drosera вполне или отчасти, или совсем не растворяются, совершенно так же действует и желудочный сок. Из этого мы можем заключить, что фермент Drosera близок к пепсину животных или тождествен с ним.

Вещества, которые Drosera переваривает, действуют на листья весьма различно. Одни из них вызывают гораздо более энергичное и быстрое загибание щупалец и удерживают их пригнутыми гораздо дольше, чем другие. Поэтому мы склонны предположить, что первые питательнее последних, как это установлено по отношению к некоторым из тех же самых веществ, если их давать животным: например, мясо сравнительно с желатиной. Ввиду того, что хрящ — такое неподатливое вещество и что вода так слабо на него действует, его быстрое растворение выделением Drosera и последующее поглощение является, может быть, одним из наиболее поразительных фактов. Но, в сущности, этот факт не более замечателен, чем переваривание мяса, которое растворяется в выделении совершенно так же и проходит через те же стадии, как в желудочном соку. Выделение растворяет кость и даже зубную эмаль, но это происходит просто от большого количества выделяемой кислоты и зависит, повидимому, от потребности растения в фосфоре. Если дана кость, фермент не начинает действовать, пока не будет разложена вся фосфорнокислая известь и не окажется свободной кислоты; тогда волокнистое основное вещество кости быстро растворяется. Наконец, выделение действует на живые семена и извлекает из них вещество, причем иногда убивает их или повреждает, как показывает болезненное состояние проростков. Выделение поглощает также вещество из пыльцы и из кусочков листьев.

Седьмая глава была посвящена действию аммиачных солей. Все они вызывают загибание щупалец, а часто и листовой пластинки и агрегацию протоплазмы. Они действуют с весьма различною силой: лимоннокислый аммоний наименее сильно, а фосфорнокислый, без сомнения, благодаря присутствию в нем фосфора и азота, несравненно энергичнее всех. Но тщательно была определена сравнительная сила действия только трех аммиачных солей, а именно: углекислого, азотнокислого и фосфорнокислого аммония. Я производил опыты, помещая капли в полминима (0,0296 куб. см) растворов разной крепости на пластинки листьев, прикладывая крошечные капельки (около $^1/_{20}$ минима, или 0,00296 куб. см) на несколько секунд к трем или четырем железкам и погружая целые листья в отмеренное количество раствора. В связи с этими опытами было необходимо сначала определить действие дестиллированной воды, и оказалось, как это было подробно описано, что более чувствительные листья поддаются ее действию, но только в слабой степени.

Раствор углекислого аммония поглощается корнями и вызывает агрегацию в их клетках, но не действует при этом на листья. Пары поглощаются железками и вызывают загибание, а также агрегацию. Капля раствора, содержащая $^1/_{960}$ грана (0,0675 мг), является наименьшим количеством, которое, будучи помещено на железки пластинки, заставляет внешние щупальца пригибаться внутрь. Но крошечная капля, содержащая $^1/_{14400}$ грана (0,00445 мг) и приложенная на несколько секунд к выделению, окружающему железку, вызывает загибание этого щупальца. Если очень чувствительный лист погружен в раствор и имеет много времени для поглощения, то $^1/_{268800}$ доли грана (0,00024 мг) достаточно, чтобы вызвать движение отдельного щупальца.

Азотнокислый аммоний производит аггрегацию протоплазмы гораздо медленнее, чем углекислый, но энергичнее вызывает загибание. Капля, содержащая $^1/_{2400}$ грана (0,027 мг) и помещенная на пластинку, действует чрезвычайно сильно на все внешние щупальца, которые сами по себе не получили раствора, тогда как капля в $^1/_{2800}$ грана вызвала загибание лишь немногих из этих щупалец, но подействовала на пластинку несколько явственнее, чем на щупальца. Крошечная капля, приложенная к железке, как было указано раньше, и содержавшая $^1/_{28800}$ грана (0,0025 мг), вызвала загибание щупальца, несшего эту железку. Погружением целых листьев было доказано, что $^1/_{691200}$ доли грана (0,0000937 мг), поглощенной отдельной железкой, достаточно, чтобы привести соответствующее щупальце в движение.

Фосфорнокислый аммоний действует гораздо сильнее, чем азотнокислый. Капля, содержащая $^1/_{3840}$ грана (0,0169 мг) и помещенная на пластинку чувствительного листа, вызывает загибание большей части внешних щупалец, а также листовой пластинки. Крошечная капля, содержащая $^1/_{153600}$ грана (0,000423 мг), если ее приложить на несколько секунд к железке, оказывает действие, что видно по движению щупальца. При погружении листа в тридцать минимов (1,7748 куб. см) раствора, одна часть соли по весу на 21 875 000 частей воды, железке достаточно поглотить всего $^1/_{19760000}$ долю грана (0,00000328 мг), т. е. немногим менее одной двадцатимиллионной доли грана, чтобы заставить несущее ее щупальце пригнуться к центру листа. В этом опыте, вследствие присутствия кристаллизационной воды, могло быть поглощено менее одной тридцатимиллионной грана действующего начала. Нет ничего замечательного в том, что такие малые количества поглощаются железками, ибо все физиологи допускают, что аммиачные соли, в еще меньшем количестве доставляемые корням каждым дождем, всасываются корнями. Не удивительно и то, что Drosera обладает способностью извлекать пользу из поглощения этих солей, так как дрожжи и другие грибные организмы процветают в аммиачных растворах, если получают прочие необходимые вещества. Но изумителен тот факт, о котором я не буду здесь опять распространяться, что столь непостижимо малое количество, как одна двадцатимиллионная грана фосфорнокислого аммония, способно вызвать в железке Drosera некоторое изменение, достаточное для того, чтобы возбудить двигательный импульс, передаваемый вниз по всей длине щупальца; при движении же, вызванном этим импульсом, щупальце часто описывает дугу свыше 180°. Не знаю, удивляться ли более всего этому факту или тому, что давление крошечного кусочка волоса, поддерживаемого густым выделением, быстро вызывает заметное движение. Кроме того, эта крайняя чувствительность, превосходящая чувствительность самых нежных частей человеческого тела, а также способность передачи различных импульсов из одной части листа в другую, были выработаны без участия какой бы то ни было нервной системы.

Так как в настоящее время известно мало растений, обладающих железками, специально приспособленными для поглощения, мне казалось, что стоит испробовать, как подействуют на Drosera разные другие соли, кроме аммиачных, и разные кислоты. Их действие, описанное в восьмой главе, далеко не строго соответствует их химическому сродству, выводимому из общепринятой классификации. Характер основания влияет гораздо сильнее, чем характер кислоты; как известно, то же самое относится и к животным. Например, все девять солей нат-

рия вызвали ясно выраженное загибание, и в малых дозах ни одна из них не была ядовита, тогда как семь из девяти соответствующих солей калия не оказали действия, а две вызвали слабое загибание. Кроме того, малые дозы некоторых из последних солей были ядовиты. Действие солей натрия и калия при впрыскивании в кровеносные сосуды животных тоже весьма различно. Так называемые щелочно-земельные соли почти не оказывают никакого действия на Drosera. С другой стороны, соли тяжелых металлов по большей части вызывают быстрое и сильное загибание и в высшей степени ядовиты; но есть некоторые странные исключения из этого правила; так, хлористый свинец и хлористый цинк, а также две соли бария не вызвали загибания и не оказались ядовитыми.

Бо̀льшая часть кислот, с которыми были сделаны опыты, несмотря на слабую концентрацию (одна часть на 437 частей воды) и малые дозы, оказали на Drosera энергичное действие; девятнадцать кислот из двадцати четырех вызвали в большей или меньшей степени загибание щупалец. Большинство их, даже кислоты органические, ядовиты, часто в высокой степени; это замечательно, так как сок очень многих растений содержит кислоты. Бензойная кислота, безвредная для животных, повидимому так же ядовита для Drosera, как синильная. С другой стороны, соляная кислота не ядовита ни для животных, ни для Drosera и вызывает загибание лишь в умеренной степени. Многие кислоты вызывают выделение из железок необычайного количества слизи, а протоплазма внутри их клеток, повидимому, часто бывает убита, как можно заключить из того, что окружающая жидкость вскоре становится розовой. Странно, что родственные кислоты действуют весьма различно: муравьиная кислота вызывает очень слабое загибание и не ядовита, тогда как уксусная кислота той же крепости действует чрезвычайно энергично и ядовита. Молочная кислота тоже ядовита, но вызывает загибание лишь по истечении значительного срока. Яблочная кислота действует слабо, тогда как лимонная и виннокаменная кислоты не оказывают никакого действия.

В девятой главе было описано действие от поглощения различных алкалоидов и некоторых других веществ. Так как несмотря на ядовитость некоторых из них, несколько веществ, энергично действующих на нервную систему животных, не оказывают действия на Drosera, мы можем заключить, что крайняя чувствительность железок и их способность передавать другим частям листа импульс, вызывающий движение, или изменение в составе выделения, или аггрегацию, не зависят от присутствия в листьях каких-либо рассеянных элементов, родственных нервной ткани. Один из самых замечательных фактов состоит в том, что продолжительное пребывание в яде змеи кобры нисколько не задерживает, а скорее усиливает произвольное движение протоплазмы в клетках щупалец. Растворы разных солей и кислот влияют весьма различно в смысле задержки или полной приостановки последующего действия фосфорнокислого аммония. Камфора, растворенная в воде, действует как возбуждающее средство, подобно малым дозам некоторых эфирных масел, ибо они вызывают быстрое и сильное загибание. Алкоголь не является возбуждающим средством. Пары камфоры, алкоголя, хлороформа, серного и азотного эфиров ядовиты в не особенно больших дозах, но в малых дозах служат наркотическими или анестезирующими средствами, очень замедляя последующее действие мяса. Но некоторые из этих паров действуют так же, как возбуждающие

средства, вызывая быстрые, почти судорожные движения щупалец. Углекислота тоже наркотическое средство и замедляет аггрегацию протоплазмы при последующем действии углекислого аммония. Первый доступ воздуха к растениям, которые были помещены в этот газ, иногда действует, как возбуждающее средство, и вызывает движение. Но, как замечено раньше, для описания разнообразных действий разных веществ на листья Drosera понадобилась бы специальная фармакопея.

В десятой главе было установлено, что чувствительность листьев, повидимому, всецело ограничена железками и клетками, лежащими непосредственно под ними. Далее было показано, что двигательный импульс и другие силы и влияния, исходящие из железок при раздражении их, проходят через паренхиматическую ткань, а не по сосудисто-волокнистым пучкам. Железка посылает свой двигательный импульс с большой быстротой вниз по ножке того же щупальца к основной части, которая только одна и изгибается. Импульс, распространяясь далее, расходится во все стороны к окружающим щупальцам, действуя сначала на те, которые стоят ближе всего, а потом на более отдаленные. Но вследствие такого распространения и оттого, что клетки пластинки не так вытянуты, как клетки щупалец, импульс ослабевает и идет здесь гораздо медленнее, чем вниз по ножкам. Благодаря также направлению и форме клеток, он проходит по пластинке в продольном направлении с большей легкостью и быстротой, чем в поперечном. Импульс, исходящий из железок самых крайних щупалец, повидимому не имеет силы, достаточной для того, чтобы подействовать на соседние щупальца; может быть, это отчасти зависит от их длины. Импульс от железок следующих немногих внутренних рядов распространяется главным образом на щупальца по обеим сторонам и по направлению к центру листа; но импульс, исходящий из железок более коротких щупалец на пластинке, расходится лучеобразно, почти равномерно во все стороны.

Если железка сильно раздражена количеством или качеством помещенного на ней вещества, двигательный импульс проходит дальше, чем от железки, раздраженной слабо; если же раздражены одновременно несколько железок, импульсы от всех них соединяются и расходятся еще дальше. Как только железка испытает раздражение, она посылает импульс, который распространяется на значительное расстояние; но потом, когда железка дает выделение и поглощает, импульса хватает только на поддержание того же щупальца в пригнутом положении, хотя изгиб может сохраняться в течение многих дней.

Если место изгиба у щупальца получает импульс от собственной железки, движение всегда бывает направлено к центру листа; то же самое бывает со всеми щупальцами, когда железки их возбуждены погружением в подходящую жидкость. Короткие щупальца на средней части пластинки нужно исключить, так как они вовсе не загибаются при таком раздражении. Напротив, когда двигательный импульс идет с одной стороны пластинки, окружающие щупальца, в том числе и короткие на середине пластинки, с точностью пригибаются к точке раздражения, где бы она ни была расположена. Это явление во всех отношениях замечательно; мы получаем ложное впечатление, будто лист одарен чувствами животного. Оно тем более замечательно, что если двигательный импульс попадает на основание щупальца под косым углом к его приплюснутой поверхности, сокращению подвергаются только один, два или очень немного рядов клеток одного края. А между

тем для того, чтобы все окружающие щупальца с точностью пригнулись к точке раздражения, импульс должен действовать на них с разных сторон.

Двигательный импульс, распространяясь по пластинке от одной или нескольких железок, проникает в основание окружающих щупалец и непосредственно действует на место изгиба. Он не проходит сначала вверх по щупальцам к железкам, заставляя их отражать импульс к основаниям. Тем не менее, какое-то влияние восходит вверх к железкам, так как количество их выделения вскоре увеличивается и оно становится кислым; а затем железки, испытав такое раздражение, посылают обратно некоторое другое влияние (не зависящее ни от усиленного выделения, ни от пригибания щупалец), заставляющее протоплазму приходить в состояние аггрегации в одной клетке за другою. Это действие можно называть рефлекторным, хотя оно, вероятно, очень отличается от того, которое исходит из нервного узла у животного, и это единственный известный нам случай рефлекторного действия в растительном царстве.

О механизме движений и природе двигательного импульса мы знаем очень мало. Во время акта загибания жидкость, несомненно, переходит из одной части щупалец в другую. Но гипотеза, которая лучше всего согласуется с наблюдаемыми фактами, состоит в том, что двигательный импульс по природе близок к процессу, вызывающему аггрегацию, и в том, что этот процесс заставляет молекулы клеточных стенок сближаться между собою, подобно тому как сближаются молекулы протоплазмы внутри клеток, вследствие чего происходит сокращение клеточных стенок. Однако против этого взгляда можно сделать некоторые веские возражения. Выпрямление щупалец в значительной мере зависит от эластичности их внешних клеток, которая начинает действовать, как только клетки на внутренней стороне перестают сокращаться с силой, превосходящей эластичность; но мы имеем причины предполагать, что жидкость непрерывно и медленно переходит в наружные клетки во время акта выпрямления, усиливая таким образом их напряжение.

Я вкратце повторил здесь свои главные наблюдения над внешним видом, движениями, строением и образом жизни *Drosera rotundifolia*; мы видим, как мало было выяснено сравнительно с тем, что остается необъясненным и неизвестным.

ГЛАВА XII

О СТРОЕНИИ И ДВИЖЕНИЯХ НЕКОТОРЫХ ДРУГИХ ВИДОВ DROSERA

Drosera anglica.— Drosera intermedia.— Drosera capensis.— Drosera spathulata.— Drosera filiformis.— Drosera binata.— Заключительные замечания.

Я изучил шесть других видов Drosera,—в том числе некоторых обитателей отдаленных стран,—главным образом для того, чтобы узнать, ловят ли они насекомых. Это представлялось тем более необходимым, что листья у некоторых видов необыкновенно резко отличаются формою от округленных листьев *Drosera rotundifolia.* Однако по своим функциям они разнятся очень мало.

Drosera anglica (Hudson).* — Листья у этого вида, присланного мне из Ирландии, очень вытянуты и постепенно расширяются от черешка к тупо заостренной верхушке. Они стоят почти отвесно, а длина их пластинок иногда превосходит 1 дюйм, между тем как в ширину они имеют только $^1/_5$ дюйма. Железки всех щупалец имеют одинаковое строение, так что самые крайние не отличаются от прочих, в противоположность *Drosera rotundifolia.* При раздражении грубым прикосновением или давлением крошечных неорганических частиц, или от соприкосновения с животным веществом или поглощения углекислого аммония щупальца загибаются, в движение приходит преимущественно их основная часть. Порезы или уколы листовой пластинки не вызывали никакого движения. Листья часто ловят насекомых, а железки пригнутых щупалец изливают обильное кислое выделение. Кусочки жареного мяса были помещены на несколько железок, и щупальца начали двигаться через 1 минуту или 1 минуту 30 секунд; через 1 час 10 минут они достигли середины. Два кусочка прокипяченной пробки, один кусочек прокипяченной нитки и два кусочка древесной золы, взятой из огня, были помещены при помощи инструмента, окунутого в кипящую воду, на пять железок: эти излишние предосторожности были приняты на основании утверждений г-на Циглера. Одна из частиц золы вызвала некоторое загибание через 8 часов 45 минут, а через 23 часа подействовали также другая частица золы, кусочки нитки и оба кусочка пробки. Я прикоснулся раз шесть к трем железкам иглою; одно из щупалец хорошо загнулось через 17 минут и выпрямилось через 24 часа; два остальные вовсе не пришли в движение. Однородная жидкость внутри клеток щупалец подвергается аггрегации после того, как последние пригнутся, особенно если им дан раствор углекислого аммония; я наблюдал также обычные движения комочков протоплазмы. В одном случае аггрегация

* М-с Трит дала в «The American Naturalist», декабрь 1873, стр. 705, превосходное описание *Drosera longifolia* (которая отчасти является синонимом *Drosera anglica*), *Drosera rotundifolia* и *filiformis.*

последовала через 1 час 10 минут после того, как щупальце перенесло кусочек мяса в середину. Из этих фактов ясно, что щупальца *Drosera anglica* действуют подобно щупальцам *Drosera rotundifolia.*

Если поместить насекомое на центральные железки или если оно было естественным образом поймано ими, верхушка листа закручивается внутрь. Например, мертвые мухи были помещены на три листа близ их оснований, и через 24 часа первоначально прямые верхушки совершенно перегнулись, так что обхватили и закрыли мух; таким образом, они описали дугу в 180°. Три дня спустя верхушка одного листа вместе со щупальцами начала расправляться. Но, по моим наблюдениям,— а я сделал много опытов,— боковые части листа никогда не загибаются, что составляет единственное различие в функциях между этим видом и *Drosera rotundifolia.*

Drosera intermedia (Hayne).— В некоторых частях Англии этот вид совершенно так же распространен, как *Drosera rotundifolia.* Листья отличаются от листьев *Drosera anglica* только меньшими размерами и тем, что их кончики обыкновенно несколько отогнуты. Они ловят очень много насекомых. Щупальца приходят в движение от всех вышеуказанных причин; происходит и аггрегация вместе с движением комочков протоплазмы. Я видел в лупу, как щупальце начало загибаться менее чем через минуту после того, как частица сырого мяса была помещена на железку. Верхушка листа закручивается над возбуждающим предметом, как и у *Drosera anglica.* Кислое выделение обильно изливается на пойманных насекомых. Лист, обхвативший муху всеми щупальцами, расправился приблизительно через три дня.

Drosera capensis.— Это растение, родина которого — мыс Доброй Надежды, было прислано мне д-ром Гукером. Листья удлиненные, слегка вогнутые вдоль середины и суживающиеся к верхушке, которая тупо заострена и отогнута. Они сидят на почти одеревяневшей оси; главнейшая их особенность состоит в листовидных зеленых черешках, которые имеют почти одинаковую ширину с пластинкой, несущей железки, а длиною даже превосходят ее. Поэтому можно думать, что этот вид извлекает больше питания из воздуха и меньше из пойманных насекомых, чем другие виды того же рода. Тем не менее, пластинка густо усажена щупальцами, которые чрезвычайно многочисленны; щупальца по краям значительно длиннее центральных. Все железки одинаковой формы; их выделение очень липко и кисло.

Экземпляр, который я изучал, только что оправился от болезненного состояния. Этим, может быть, объясняется, почему щупальца двигались очень медленно, когда я помещал частицы мяса на железки, а может быть, и то, почему мне ни разу не удалось вызвать движение, когда я по нескольку раз прикасался к ним иглою. Но для всех видов этого рода последнее возбуждающее средство наименее действительно. Частицы стекла, пробки и древесной золы были помещены на железки шести щупалец, только одно из них пришло в движение спустя 2 часа 30 минут. Тем не менее, две железки оказались чрезвычайно чувствительными к очень малым дозам азотнокислого аммония, а именно приблизительно к $^1/_{20}$ минима раствора (одна часть на 5250 частей воды), содержавшей только $^1/_{115200}$ грана (0,000562 мг) соли. Я поместил кусочки мух на два листа близ их верхушек, которые завернулись через 15 часов. Одна муха была также помещена на середине листа; через несколько часов щупальца обхватили ее с обеих сторон, а через 8 часов весь лист как раз под мухой немного согнулся поперек. К следующему утру, 23 часа спустя, лист до такой степени перегнулся, что верхушка его лежала на верхнем конце черешка. Ни в одном случае бока листа не загнулись. Я поместил раздавленную муху на листовидный черешок, но она не оказала никакого действия.

Drosera spathulata (присланная мне д-ром Гукером).— Я произвел лишь небольшое число наблюдений над этим австралийским видом, который имеет длинные

узкие листья, постепенно расширяющиеся к концам. Железки самых крайних щупалец вытянуты и отличаются от остальных, как и у *Drosera rotundifolia*. Я поместил на лист муху, и через 18 часов ее обхватили соседние щупальца. Капли слабого раствора гумми на нескольких листьях не оказали действия. Кусочек листа был погружен в несколько капель раствора углекислого аммония (одна часть на 146 частей воды): все железки мгновенно почернели; можно было видеть, как процесс аггрегации быстро распространялся вниз по клеткам щупалец; крупинки протоплазмы вскоре соединились в шарики и комочки различной формы, проявлявшие обычные движения. Полминима раствора одной части азотнокислого аммония в 146 частях воды было затем помещено на середину листа: через 6 часов несколько краевых щупалец по обеим сторонам пригнулись, а через 9 часов они встретились в середине. Боковые края листа также загнулись, так что он образовал полуцилиндр; но верхушка листа не пригибалась ни в одном из моих немногих опытов. Вышеуказанная доза азотнокислого аммония (именно $^1/_{320}$ грана, или 0,202 мг) была слишком сильна, потому что через 23 часа лист был мертв.

Drosera filiformis.— Этот североамериканский вид растет местами в Нью-Джерси в таком изобилии, что почти закрывает землю. По словам м-с Трит, * он ловит необыкновенно много мелких и крупных насекомых,— даже больших мух рода Asilus, ночных и дневных бабочек. У экземпляра, который я изучал и который был мне прислан д-ром Гукером, листья были вроде нитей, от 6 до 12 дюймов длиною; верхняя сторона их — выпуклая, а нижняя — плоская и слегка бороздчатая. Вся выпуклая поверхность, до самых корней,— ибо явственного черешка нет,— покрыта короткими щупальцами, несущими железки, причем щупальца по краям длиннее остальных и отогнуты. Кусочки мяса, помещенные на железки нескольких щупалец, вызвали легкое загибание их через 20 минут; но растение находилось в состоянии неполной жизнедеятельности. Через 6 часов они описали дугу в 90°, а через 24 часа достигли середины. К этому времени окружающие щупальца начали загибаться внутрь. Наконец, крупная капля чрезвычайно липкого, слегка кислого выделения вылилась на мясо из всех железок вместе. Я прикоснулся к нескольким другим железкам небольшим количеством слюны: щупальца загнулись менее чем через 1 час и выпрямились через 18 часов. Частицы стекла, пробки, золы, нитки и листового золота были помещены на многие железки двух листьев; приблизительно через 1 час четыре щупальца приняли изогнутое положение, а другие четыре — спустя еще 2 часа 30 минут. Мне ни разу не удалось вызвать движение посредством неоднократного прикосновения к железкам иглою; м-с Трит производила для меня подобные же опыты без всякого успеха. Мелкие мухи были помещены на несколько листьев близ их кончиков, но похожая на нить пластинка только в одном случае очень слабо согнулась, как раз под насекомым. Может быть, это служит указанием на то, что пластинки сильных растений загнулись бы над пойманными насекомыми; д-р Кёнби сообщает мне, что оно так и бывает; но это движение не может быть резко выраженным, так как м-с Трит его не наблюдала.

Drosera binata (или *dichotoma*).— Я весьма обязан леди Дороти Невилль за прекрасный экземпляр этого почти гигантского австралийского вида, который отличается от ранее описанных некоторыми интересными особенностями. У этого экземпляра черешки листьев, похожие на черешки ситника, имели 20 дюймов в длину. Пластинка раздваивается у соединения с черешком, и два-три раза после того, неправильно при этом извиваясь. Она узка и имеет в ширину только $^3/_{20}$ дюйма. Одна пластинка имела в длину 7,5 дюйма, так что длина целого листа вместе с черешком превышала 27 дюймов. Обе стороны слегка вогнуты. Верхняя сторона

* «American Naturalist», Dec. 1873, p. 705.

покрыта щупальцами, которые расположены чередующимися рядами; на середине они коротки и сидят тесно; щупальца, более близкие к краям, длиннее и даже в два-три раза превышают ширину пластинки. Железки внешних щупалец гораздо гуще окрашены в красный цвет, чем железки центральных щупалец. Все они имеют зеленые ножки. Верхушка пластинки сужена и несет очень длинные щупальца. М-р Копленд сообщает мне, что листья одного растения, которое жило у него несколько лет, обыкновенно бывали покрыты пойманными насекомыми, прежде чем завядали.

Листья не отличаются существенно ни по строению, ни по функции от листьев ранее описанных видов. Кусочки мяса или маленькое количество слюны, помещенные на железки внешних щупалец, вызывали ясно выраженное движение через 3 минуты, а частицы стекла действовали через 4 минуты. Щупальца с этими последними частицами выпрямились через 22 часа. У кусочка листа, погруженного в несколько капель раствора углекислого аммония (одна часть на 437 частей воды), все железки почернели и все щупальца загнулись через 5 минут. Кусочек сырого мяса, помещенный на несколько железок по срединной борозде, был хорошо обхвачен через 2 часа 10 минут краевыми щупальцами с обеих сторон. Кусочки жареного мяса и мелкие мухи действовали менее быстро, а белок и фибрин — с еще меньшей скоростью. Один из кусочков мяса вызвал такое количество выделения (которое всегда кисло), что оно потекло на некоторое расстояние вниз по срединной бороздке, вызывая по пути загибание щупалец с обеих сторон. Частицы стекла, помещенные на железки по срединной борозде, не вызвали в них раздражения, достаточного для того, чтобы двигательный импульс был передан внешним щупальцам. Ни в одном случае пластинка листа или даже суженная верхушка ее не загибались.

Как на верхней, так и на нижней стороне пластинки находятся многочисленные, крошечные, почти сидячие железки, состоящие из четырех, восьми или двенадцати клеток. На нижней стороне они бледнопурпурные, на верхней — зеленоватые. Почти такие же органы встречаются на черешках, но они мельче и часто бывают сморщены. Крошечные железки на пластинке могут быстро всасывать: так, например, кусочек листа был погружен в раствор одной части углекислого аммония на 218 частей воды (2 грана на 1 унцию), и через 5 минут все эти железки настолько потемнели, что стали почти черными, причем их содержимое подверглось аггрегации. Насколько я мог заметить, они не дают выделения сами по себе; но через 2—3 минуты после того, как я потер лист кусочком сырого мяса, смоченным слюною, они, повидимому, давали обильное выделение; впоследствии это заключение было подтверждено другими наблюдениями. Следовательно, они гомологичны сидячим железкам на листьях Dionaea и Drosophyllum, которые будут описаны дальше. У этого последнего рода, как и в настоящем случае, они находятся вместе с железками, которые дают выделение произвольно, т. е. не будучи раздражены.

Drosera binata представляет другую, более замечательную особенность, именно — наличие нескольких щупалец на нижних сторонах листьев, близ их краев. Эти щупальца отличаются совершенством строения; спиральные сосуды восходят по их ножкам; железки их окружены каплями липкого выделения и обладают всасывающей способностью. Последний факт был доказан тем, что железки немедленно почернели, а протоплазма подверглась аггрегации, когда лист был помещен в небольшое количество раствора углекислого аммония (одна часть на 437 частей воды). Эти щупальца дорсальной стороны коротки, далеко уступая по длине краевым щупальцам верхней стороны; некоторые из них так коротки, что почти переходят в крошечные сидячие железки. Их наличие, число и размеры на разных листьях варьируют, и расположены они довольно неправильно. На нижней стороне одного листа я насчитал их до двадцати одного вдоль одного края.

Эти дорсальные щупальца отличаются от щупалец верхней стороны в одном важном отношении, а именно: они не обладают способностью к движению, каким бы способом их ни раздражали. Так, например, я помещал кусочки четырех листьев

в разное время в растворы углекислого аммония (одна часть на 437 или 218 частей воды), и все щупальца верхней поверхности вскоре плотно пригибались; но дорсальные щупальца не двигались, хотя листья пробыли в растворе многие часы и их железки, судя по почернению, очевидно поглотили часть соли. Для таких опытов следует выбирать довольно молодые листья, потому что дорсальные щупальца, становясь старыми и начиная увядать, часто произвольно наклоняются к середине листа. Если бы эти щупальца обладали способностью к движению, они от этого не стали бы полезнее для растения, ибо они не настолько длинны, чтобы перегнуться через край листа и достигнуть пойманного на верхней стороне насекомого. Не было бы никакой пользы и оттого, что эти щупальца могли бы двигаться к середине нижней поверхности, потому что там нет липких железок, которые могли бы ловить насекомых. Не обладая способностью к движению, они, вероятно, все-таки приносят некоторую пользу, поглощая животное вещество из всякого мелкого насекомого, которое они могут поймать, и поглощая аммиак из дождевой воды. Но их непостоянное присутствие, а также варьирующие размеры и неправильное расположение указывают, что они не приносят существенной пользы и находятся на пути к вырождению. В одной из следующих глав мы увидим, что Drosophyllum со своими удлиненными листьями, вероятно, представляет состояние раннего предка рода Drosera; у Drosophyllum никакие щупальца, ни на верхней, ни на нижней стороне листьев, не способны к движению при раздражении, хотя они ловят много насекомых, которые служат им пищей. Поэтому можно думать, что *Drosera binata* сохранила остатки некоторых первоначальных характерных черт, именно — несколько неподвижных щупалец на нижней стороне листьев и довольно хорошо развитые сидячие железки, утраченные большинством или всеми другими видами этого рода.

Заключительные замечания.— Судя по тому, что мы видели до сих пор, не может быть большого сомнения в том, что большинство или, вероятно, все виды Drosera приспособлены к ловле насекомых приблизительно одинаковыми средствами. Кроме двух вышеописанных австралийских видов, два другие вида той же части света, а именно *Drosera pallida* и *Drosera sulphurea*, как сообщают,* «с большой быстротой смыкают свои листья над насекомыми; такое же явление представляют индийский вид *D. lunata* и несколько видов мыса Доброй Надежды, особенно *D. trinervis*». Еще один австралийский вид, *Drosera heterophylla* (выделенный Линдли в особый род — Sondera), замечателен листьями своеобразной формы, но мне ничего неизвестно об его способности ловить насекомых, так как я видел только засушенные экземпляры. Листья образуют крошечные плоские чашечки, причем черешки прикреплены не к краю, но ко дну их. Внутренняя поверхность и края чашечек усажены щупальцами, которые содержат сосудисто-волокнистые пучки, несколько иные, чем те, которые я наблюдал у всех других видов,— ибо у них некоторые сосуды сетчатые и точечные, а не спиральные. Железки выделяют обильно, судя по количеству приставшего к ним сухого выделения.

* «Gardener's Chronicle», 1874, p. 209.

ГЛАВА XIII

DIONAEA MUSCIPULA

Строение листьев.— Чувствительность волосков. — Быстрое движение лопастей, вызываемое раздражением волосков.— Железки, их способность давать выделение.— Медленное движение, вызываемое поглощением животного вещества.— Поглощение доказывается тем, что железки находятся в состоянии аггрегации.— Переваривающая способность выделения.— Действие хлороформа, эфира и синильной кислоты.— Способ ловли насекомых.— Назначение краевых зубцов.— Какого рода насекомые попадаются.— Передача двигательного импульса и механизм движений.—Раскрывание лопастей.

Это растение, обыкновенно называемое венериной мухоловкой, по быстроте и силе своих движений является одним из самых удивительных на свете.* Оно принадлежит к небольшому семейству Droseraceae и встречается только в восточной части северной Каролины, где растет по сырым местам. Корни малы; у того довольно хорошего растения, которое я исследовал, они состояли из двух ветвей около 1 дюйма длиною, выходивших из клубневидного утолщения. Вероятно, они служат, как и у Drosera, единственно для поглощения воды, так как один садовник, которому отлично удалась культура этого растения, выращивает его, как эпифитную орхидею, на хорошо проницаемом влажном мху, совсем без почвы.** Форма двулопастного листа, вместе с листообразным черешком, показана на прилагаемом рисунке (рис. 12). Обе лопасти образуют друг с другом угол несколько меньше прямого. По три крошечных заостренных выроста или волоска, расположенных треугольником, торчат на верхних сторонах обеих лопастей; но я видел два листа, где на обеих сторонах было по четыре волоска, и третий лист, где их было только по два. Эти волоски замечательны своей крайней чувствительностью к прикосновению, которую доказывает не их собственное движение, но движение лопастей. Края листа оканчиваются острыми, твердыми выступами, которые я буду называть зубцами; в каждый из них вхо-

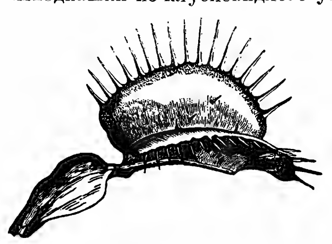


Рис. 12. ***Dionaea muscipula***
Вид раскрытого листа сбоку.

* Д-р Гукер в своем докладе, прочитанном в Британской Ассоциации в Бельфасте, 1874, дал такой полный исторический обзор напечатанных наблюдений над образом жизни этого растения, что с моей стороны было бы излишне повторять их.

** «Gardener's Chronicle», 1874, p. 464.

дит пучок спиральных сосудов. Зубцы сидят в таком положении, что при закрывании лопастей они смыкаются наподобие зубьев ловушки для крыс. Средняя жилка листа на нижней стороне сильно развита и выдается.

Верхняя сторона листа, кроме частей близ края, густо покрыта крошечными железками красноватого или бледнопурпурного цвета; остальные части листа зелены. Ни на зубцах, ни на листообразном черешке железок нет. Железки состоят из двадцати — тридцати многоугольных клеток, наполненных пурпурной жидкостью. Их верхняя поверхность выпукла. Они сидят на очень коротких ножках, куда спиральные сосуды не входят; в этом отношении они отличаются от щупалец Drosera. Они дают выделение, но только тогда, когда они раздражены поглощением определенных веществ; они обладают и поглотительной способностью. Крошечные возвышения, состоящие из восьми расходящихся лучей красновато-бурого или оранжевого цвета и похожие под микроскопом на изящные цветочки, рассеяны в значительном числе по черешку, по нижним сторонам листьев и по зубцам, причем небольшое число их находится на верхней стороне лопастей. Эти восьмилопастные возвышения, без сомнения, гомологичны сосочкам на листьях *Drosera rotundifolia*. На нижних сторонах листьев есть также немного очень мелких, простых заостренных волосков, около $^{7}/_{12000}$ дюйма (0,0148 мм) длиною.

Чувствительные волоски состоят из нескольких рядов удлиненных клеток, наполненных бледнопурпурной жидкостью. В длину они несколько превышают $^{1}/_{20}$ дюйма; они тонки, нежны и оканчиваются острием. Я исследовал основания нескольких волосков, делая разрезы их, но не мог заметить признаков вхождения какого-либо сосуда. Верхушка бывает иногда раздвоена или даже разделена на-трое вследствие легкого расхождения конечных заостренных клеток. Близ основания находится сужение, состоящее из более широких клеток; под ним расположено сочленение, поддерживаемое расширенным основанием, которое, в свою очередь, образовано многоугольными клетками иной формы. Так как волоски торчат под прямым углом к поверхности листа, они могли бы ломаться при каждом смыкании лопастей, если бы не существовало сочленения, которое позволяет им ложиться плашмя.

Эти волоски, от верхушек и до оснований, необычайно чувствительны к мгновенному прикосновению. Почти невозможно прикоснуться к ним каким-нибудь твердым предметом с такой легкостью и быстротой, чтобы не вызвать смыкания лопастей. Я раскачивал взад и вперед кусочек очень тонкого человеческого волоса, свободно висевший над волоском Dionaea, так, чтобы он задевал его, но это не вызвало никакого движения лопастей. Однако, когда в подобное качание приводилась довольно толстая бумажная нить такой же длины, лопасти закрылись. Щепотки мелкой пшеничной муки, которые я ронял с высоты, не оказали действия. Затем вышеупомянутый волос был укреплен в ручке и обрезан так, что из нее торчал 1 дюйм; при такой длине он был достаточно упруг для того, чтобы держаться приблизительно в горизонтальном положении. Затем я привел конец его медленным движением сбоку в соприкосновение с кончиком волоска, и лист мгновенно закрылся. В других случаях нужно было произвести два или три подобных прикосновения, прежде чем наступало движение. Приняв во внимание, как гибок тонкий волос, мы можем составить себе не-

которое понятие о том, как слабо должно быть прикосновение кончика волоса в 1 дюйм длиною при медленном движении.

Несмотря на такую чувствительность этих волосков к мгновенному и нежному прикосновению, они гораздо менее, чем железки у Drosera, чувствительны к продолжительному давлению. Несколько раз мне удавалось помещать на кончик волоска при помощи иглы, которую я двигал чрезвычайно медленно, кусочки довольно толстого человеческого волоса; но они не вызывали движения, хотя длина их более чем в десять раз превышала длину тех кусочков, которые вызывали загибание щупалец у Drosera, а между тем в этом последнем случае их в значительной мере поддерживало густое выделение. С другой стороны, можно ударять по железкам Drosera иглою или любым твердым предметом один, два или даже три раза со значительной силой, и движения не происходит. Это своеобразное различие в характере чувствительности волосков у Dionaea и железок у Drosera, очевидно, стоит в связи с образом жизни обоих растений. Если крошечное насекомое опустится своими нежными ножками на железки Drosera, оно пристает к липкому выделению, и слабое, но продолжительное давление указывает на присутствие добычи, которою и завладевают щупальца, медленно к ней пригибаясь. Напротив, чувствительные волоски у Dionaea не липки, и поимка насекомых может быть обеспечена только чувствительностью волосков к мгновенному прикосновению, за которым следует быстрое смыкание лопастей.

Как только что указано, волоски не снабжены железками и не дают выделения. Они не обладают также и поглощающей способностью, как можно заключить из того, что капли раствора углекислого аммония (одна часть на 146 частей воды), помещенные на два волоска, не оказали никакого действия на содержимое их клеток и не вызвали смыкания лопастей. Однако, когда я отрезал маленький кусочек листа вместе с прикрепленным к нему волоском и погружал в тот же раствор, жидкость внутри клеток при основании почти мгновенно подвергалась аггрегации, образуя бледнопурпурные или бесцветные комочки вещества неправильной формы. Процесс аггрегации постепенно распространялся вверх по волоскам, переходя из клетки в клетку до их концов, т. е. в обратном порядке сравнительно с тем, что происходит в щупальцах Drosera, когда их железки подвергнутся раздражению. Несколько других волосков были срезаны у самых оснований и положены на 1 час 30 минут в более слабый раствор углекислого аммония (одна часть на 218 частей воды); этот раствор вызвал аггрегацию во всех клетках, начавшуюся, как и раньше, у оснований волосков.

Продолжительное пребывание волосков в дестиллированной воде тоже вызывает аггрегацию. Нередко также оказывается, что содержимое нескольких конечных клеток находится в состоянии самопроизвольной аггрегации. Образованные аггрегацией комочки непрерывно подвергаются медленным изменениям формы, соединяясь и снова разделяясь; некоторые из них, повидимому, вращаются около своей оси. Можно было также видеть, как бесцветная зернистая протоплазма струится вокруг клеточных стенок. Это движение перестает быть видимым, как только содержимое вполне подвергнется аггрегации; вероятно, однако, протоплазма еще продолжает течь, только этого уже нельзя видеть вследствие того, что все крупинки текущего слоя соединились с центральными массами. Во всех этих отношениях волоски Dionaea вполне сходны со щупальцами Drosera.

Несмотря на это сходство, существует одно замечательное различие. Щупальца Drosera после нескольких прикосновений к их железкам или после того, как на них была положена какая-нибудь частица, пригибаются и испытывают сильную аггрегацию. Прикосновение к волоскам Dionaea не оказывает подобного действия; я сравнивал через час или два волоски, к которым я прикасался, с другими, которых я не трогал; в других случаях я сравнивал их через двадцать пять часов, и разницы в содержимом клеток не было. Все время я держал листья открытыми при помощи зажимов, так что волоски не прижимались к противоположной лопасти.

Капли воды или тонкая прерывистая струйка при падении на волоски с высоты не вызывали закрывания лопастей, хотя эти волоски после оказывались весьма чувствительными. Без сомнения, это растение, подобно Drosera, не восприимчиво к самому сильному ливню. Я несколько раз ронял с высоты на волоски капли раствора, приготовленного из половины унции сахара на унцию воды по объему, но они не оказывали никакого действия, если только не прилипали к волоскам. Далее, я много раз дул на волоски изо всех сил через тонкую заостренную трубку, не вызывая этим никакого действия; эти дуновения были встречены с таким же безразличием, с каким, без сомнения, растение относится к жесточайшему ветру. Итак, мы видим, что чувствительность волосков носит специализированный характер, так как приноровлена скорее к мгновенному прикосновению, чем к продолжительному давлению; при этом прикасаться должны не жидкости, как воздух или вода, но какой-нибудь твердый предмет.

Хотя капли воды и сахарного раствора умеренной крепости при падении на волоски не раздражают их, однако погружение листа в чистую воду иногда вызывало закрывание лопастей. Один лист оставался погруженным 1 час 10 минут, а три другие по нескольку минут, в воду, температура которой колебалась между 59 и 65° (15—18,3° C), и не обнаружили никакой реакции. Впрочем, один из этих четырех листьев закрылся довольно быстро после того, как я осторожно вынул его из воды. Прочие три листа оказались в хорошем состоянии, так как закрылись, когда я прикоснулся к их волоскам. Тем не менее, два свежих листа, будучи окунуты в воду при 75 и 62,5° (23,8 и 16,9° C), мгновенно закрылись. Затем они были помещены черешками в воду и через 23 часа отчасти раскрылись; от прикосновения к волоскам один из них закрылся. Этот последний лист, спустя еще 24 часа, снова раскрылся, и на этот раз от прикосновения к волоскам того и другого листа оба они закрылись. Итак, мы видим, что кратковременное пребывание в воде нисколько не повреждает листьев, но иногда возбуждает лопасти, заставляя их закрываться. В вышеприведенных случаях, очевидно, не температура воды вызвала движение. Было показано, что продолжительное пребывание в воде вызывает аггрегацию пурпурной жидкости внутри клеток у чувствительных волосков; продолжительное пребывание в воде действует подобным же образом на щупальца у Drosera, причем часто они немного пригибаются. В обоих случаях этот результат, вероятно, зависит от слабого экзосмоза.

Мое предположение подтверждается тем действием, которое обнаруживается при погружении листа Dionaea в раствор сахара умеренной крепости; лист, предварительно пролежал 1 час 10 минут в воде, не обнаруживая никакой реакции, но теперь лопасти закрылись довольно быстро: концы краевых зубцов скрестились через 2 минуты 30 секунд,

а через 3 минуты лист совершенно закрылся. Далее, три листа были погружены в раствор сахара (пол унции на унцию воды по объему), и все три листа быстро закрылись. Так как я сомневался, зависит ли это от действия экзосмоза на клетки верхней стороны лопастей или от действия его на чувствительные волоски, я сначала сделал опыт над одним листом, наливши немного того же самого раствора в бороздку между лопастями над средней жилкой, где главным образом сосредоточено движение. Раствор был оставлен там на некоторое время, но движения не последовало. Затем вся верхняя сторона листа была смочена (кроме участка вокруг самых оснований чувствительных волосков; этого я не мог сделать, не рискуя задеть их) тем же раствором, но реакции опять не было. Таким образом, клетки верхней стороны при этом приеме не испытывают действия. Но когда после многих попыток мне удалось повесить каплю раствора на один из волосков, лист быстро закрылся. Из этого, я думаю, мы можем заключить, что раствор заставляет жидкость выходить из нежных клеток вследствие экзосмоза и что последний вызывает в их содержимом некоторое молекулярное изменение, аналогичное тому, которое должно происходить от прикосновения.

От погружения в раствор сахара листья закрываются на время, гораздо более продолжительное, чем от погружения в воду или от прикосновения к волоскам, так как в последних случаях лопасти начинают раскрываться ранее, чем через день. Между тем, из листьев, пробывших короткое время в растворе и промытых затем посредством шприца, вставленного между лопастями, один лист раскрылся через два дня, второй — через семь дней, третий — через девять. Лист, который закрылся потому, что капля раствора пристала к одному из волосков, раскрылся через два дня.

Я был удивлен, найдя в двух случаях, что тепло солнечных лучей, сосредоточенное посредством лупы на основаниях нескольких волосков так, что они были опалены и обесцветились, не вызвало никакого движения; между тем, листья находились в состоянии жизнедеятельности, так как закрылись, хотя и довольно медленно, когда я прикоснулся к волоску на противоположной стороне. В третьем опыте свежий лист, спустя некоторое время, закрылся, хотя и очень медленно; скорость не увеличилась от прикосновения к одному из волосков, который не был поврежден. Через день эти три листа раскрылись и оказались довольно чувствительными при прикосновении к неповрежденным волоскам. Внезапное погружение листа в кипящую воду не вызывает его закрывания. Судя по аналогии с Drosera, в этих различных случаях нагревание было чересчур сильно и применено слишком внезапно. Поверхность пластинки обладает очень слабой чувствительностью: ее можно трогать без предосторожностей и грубо, причем движения не происходит. Я довольно сильно царапал лист иглою, но он не закрывался; однако, когда я поцарапал таким образом треугольное пространство между тремя волосками на другом листе, лопасти закрылись. Они всегда закрывались при глубоких уколах или порезах пластинки или средней жилки. Неорганические тела, даже большого размера, как, например, кусочки камня, стекла и т. д., или органические тела, не содержащие растворимого азотистого вещества, каковы кусочки дерева, пробки, мха, или тела, содержащие растворимое азотистое вещество, если они совершенно сухи, как, например, кусочки мяса, белка, желатины и т. д., могут подолгу оставаться (я пробовал

класть много веществ) на лопастях, и движения не происходит. Однако, как мы сейчас увидим, результат бывает совершенно иной, если на лопастях оставлять сколько-нибудь влажные азотистые органические тела: лопасти тогда закрываются медленным и постепенным движением, совершенно непохожим на то, которое вызывается прикосновением к одному из чувствительных волосков. Черешок не обладает ни малейшей чувствительностью: в него можно воткнуть булавку или его можно отрезать, и движения не происходит.

Верхняя сторона лопастей, как уже указано, густо усеяна мелкими, бледнопурпурными, почти сидячими железками.[30] Они обладают как выделяющей, так и поглощающей способностью; но, в противоположность железкам Drosera, не дают выделения, пока не будут раздражены поглощением азотистого вещества. По моим наблюдениям, никакое другое раздражение не оказывает такого действия. Такие предметы, как кусочки дерева, пробки, мха, бумаги, камня или стекла, могут пробыть долгое время на поверхности листа, и он остается совершенно сухим. Выделения не бывает и в том случае, если лопасти закрываются над подобными предметами. Например, несколько шариков из пропускной бумаги было помещено на лист, после чего я тронул один волосок; когда через 24 часа лопасти начали раскрываться, я снял шарики при помощи тонкого пинцета, и они оказались совершенно сухими. С другой стороны, если положить на поверхность открытого листа кусочек влажного мяса или раздавленную муху, железки спустя некоторое время дают обильное выделение. В одном подобном случае оказалось немного выделения под самым мясом через 4 часа; спустя еще 3 часа было значительное количество его как под мясом, так и вокруг него. В другом случае через 3 часа 40 минут кусочки мяса оказались совершенно мокрыми. Но ни одна железка не давала выделения, кроме тех, которые непосредственно соприкасались с мясом или выделением, содержавшим растворенное животное вещество.

Однако, если заставить лопасти закрыться над кусочком мяса или над насекомым, результат бывает иной, так как в этом случае железки по всей поверхности листа дают обильное выделение. Так как в этом случае железки обеих сторон прижимаются к мясу или насекомому, количество выделения с самого начала бывает вдвое больше, чем тогда, когда кусочек мяса положен на поверхность одной лопасти; а так как обе лопасти соприкасаются почти вплотную, выделение, содержащее растворенное животное вещество, распространяется вследствие капиллярного притяжения, заставляя все новые железки с обеих сторон давать выделение в непрерывно расширяющемся кольце. Выделение почти бесцветно, слегка слизисто и, судя по тому, как оно окрашивает лакмусовую бумагу, более кисло, чем у Drosera. Оно так обильно, что в одном случае, когда я разрезал лист, на который за 45 часов до того был помещен маленький кубик белка, с листа стекали капли. В другом случае, когда лист, закрывшийся над кусочком жареного мяса, произвольно открылся через восемь дней, в бороздке над средней жилкой было так много выделения, что оно потекло вниз. Большая раздавленная муха (Tipula) была положена на лист, от которого я предварительно отрезал маленький кусочек у основания одной лопасти, так что получилось отверстие; через это отверстие выделение постоянно стекало вниз по черешку в течение девяти дней, т. е. все время, пока я следил за ним. Насильственно отогнув одну из лопастей, я мог загля-

нуть на некоторое расстояние между ними, и оказалось, что все железки, которые были видны, в изобилии давали выделение.

Мы видели, что неорганические и безазотистые предметы, помещенные на листья, не вызывают движения; но азотистые тела, если они сколько-нибудь влажны, заставляют лопасти через несколько часов медленно закрываться. Так, например, кусочки совершенно сухого мяса и желатины были помещены на противоположных концах одного и того же листа и в продолжение 24 часов не вызвали ни выделения, ни движения. Затем я окунул кусочки в воду, осушил их поверхности пропускной бумагой и снова положил их на тот же лист, покрыв на этот раз растение стеклянным колпаком. Через 24 часа влажное мясо вызвало некоторое количество кислого выделения, а лопасти у этого конца листа почти закрылись. С другого конца, где лежала влажная желатина, лист оставался вполне открытым, и выделения не было; таким образом, как и для Drosera, желатина является далеко не таким сильным возбуждающим веществом, как мясо. Я испытывал выделение под мясом, просунув под него полоску лакмусовой бумажки (причем не тронул волосков), и это слабое раздражение заставило лист закрыться. На одиннадцатый день он открылся; но тот конец, где лежала желатина, открылся несколькими часами раньше противоположного конца, где находилось мясо.

Второй кусочек жареного мяса, который казался сухим, хотя не был высушен намеренно, пролежав на листе 24 часа, не вызвал ни движения, ни выделения. Затем растение, росшее в горшке, было покрыто стеклянным колпаком, так что мясо поглотило влагу из воздуха; этого было достаточно, чтобы вызвать кислое выделение, и к следующему утру лист плотно закрылся. Третий кусочек мяса, настолько высушенный, что стал совершенно хрупким, был положен на лист под стеклянным колпаком и также стал через 24 часа слегка влажным, вызвав немного кислого выделения, но не причинил движения.

Довольно большой кусок совершенно сухого белка был оставлен на 24 часа на одном конце листа, но не вызвал никакого движения. Затем я несколько минут вымачивал его в воде, покатал его по пропускной бумаге и опять положил на лист; через 9 часов показалось слабокислое выделение, а через 2 часа этот конец листа был частично закрыт. Кусочек белка, окруженный теперь обильным выделением, был осторожно снят, и, хотя я не тронул ни одного волоска, лопасти закрылись. Судя по этому и предыдущему случаям, поглощение животного вещества железками, повидимому, сообщает поверхности листа гораздо бо́льшую чувствительность к прикосновению, чем та, которою она обладает в обычном состоянии; этот факт любопытен. Через два дня тот конец листа, где ничего не лежало, начал раскрываться и на третий день был открыт гораздо больше противоположного конца, на котором лежал белок.

Наконец, крупные капли раствора углекислого аммония (одна часть на 146 частей воды) были помещены на несколько листьев, но немедленного движения не произошло. Тогда я еще не знал о медленном движении, вызываемом животным веществом, иначе я стал бы дольше следить за листьями, и они, вероятно, закрылись бы, хотя раствор (если судить по Drosera) был, может быть, слишком крепок.

Из предыдущих случаев следует, что кусочки мяса и белка, если они сколько-нибудь влажны, вызывают не только выделение из желе-

зок, но и закрывание лопастей. Это движение резко отличается от быстрого закрывания, вызываемого прикосновением к одному из волосков. Мы поймем его значение, когда будем говорить о способе ловли насекомых. Drosera и Dionaea представляют полную противоположность по отношению к действию, оказываемому, с одной стороны, механическим раздражением, а с другой — поглощением животного вещества. Частицы стекла, помещенные на железки внешних щупалец у Drosera, вызывают движение приблизительно в тот же срок, что и частицы мяса, хотя последнее представляет собою самый сильный раздражитель; но если железкам на пластинке даны кусочки мяса, то эти железки передают двигательный импульс внешним щупальцам гораздо быстрее, чем в том случае, когда на них лежат неорганические частицы или когда они раздражены повторными прикосновениями. С другой стороны, у Dionaea прикосновение к волоскам вызывает движение несравненно более быстрое, чем при поглощении животного вещества железками. Тем не менее, в некоторых случаях этот последний стимул является более энергичным, чем первый. В трех случаях я нашел листья, которые по какой-то причине находились в оцепенелом состоянии, так что их лопасти закрывались лишь слегка, сколько бы я ни раздражал их волоски; но когда я вкладывал между лопастями раздавленных насекомых, лопасти через день плотно смыкались.

Только что приведенные факты ясно показывают, что железки обладают поглотительной способностью, так как иначе было бы невозможно столь различное действие, оказываемое на листья безазотистыми и азотистыми телами, и этими последними в сухом и влажном состоянии. Удивительно, какая незначительная влажность кусочка мяса или белка требуется для того, чтобы вызвать выделение и потом медленное движение; не менее удивительно, какого небольшого количества животного вещества оказывается достаточным для того, чтобы при поглощении его произошли эти два действия. Представляется почти невероятным, а между тем не подлежит сомнению тот факт, что кусочек крутого яичного белка, сначала совершенно высушенный, затем вымоченный в течение нескольких минут в воде и осушенный пропускной бумагой, через несколько часов доставляет железкам животное вещество в количестве, достаточном для того, чтобы вызвать в них выделение, а затем закрывание лопастей. То, что железки обладают поглотительной способностью, показывает также (как мы сейчас увидим) весьма различная продолжительность времени, в течение которого лопасти остаются закрытыми, с одной стороны, над насекомыми и другими телами, содержащими растворимое азотистое вещество, и с другой — над такими, которые его не содержат. Но прямым доказательством поглощения служит состояние железок, пробывших некоторое время в соприкосновении с животным веществом. Так, например, я несколько раз клал кусочки мяса и раздавленных насекомых на железки и сравнивал последние через несколько часов с другими железками отдаленных частей того же листа. Последние не обнаруживали никаких следов аггрегации, между тем как находившиеся в соприкосновении с животным веществом подвергались сильной аггрегации. Можно наблюдать очень быстро наступающую аггрегацию, если погрузить кусок листа в слабый раствор углекислого аммония. Далее, маленькие кубики белка и желатины были оставлены на восемь дней на листе, который был затем разрезан. Вся поверхность была залита кислым выделением, и содержимое всех до одной клеток у многих железок, которые были рассмотрены, нахо-

дилось в состоянии прекрасной агрегации, образовав темнопурпурные, или бледнопурпурные, или бесцветные шарообразные комочки протоплазмы. Они непрерывно испытывали медленные изменения формы; иногда они отделялись один от другого, затем снова соединялись, совершенно так же, как в клетках Drosera. Кипящая вода делает клеточное содержимое железок белым и непрозрачным, но не таким чистобелым и похожим на фарфор, как у Drosera. Каким образом живые насекомые, пойманные естественным путем, так быстро вызывают выделение из железок, я не знаю; но предполагаю, что от большого давления, которому подвергаются пойманные животные, из того или другого конца их тела выступает немного вещества, а мы видели, что для раздражения железок достаточно чрезвычайно малого количества азотистых соединений.

Прежде чем мы перейдем к вопросу о пищеварении, можно упомянуть, что я старался выяснить, но без всякого успеха, функции крошечных восьмилопастных выступов, которыми усеяны листья. Судя по фактам, которые будут приведены в дальнейшем, в главах об Aldrovanda и Utricularia, представлялось вероятным, что они служат для поглощения разложившегося вещества, оставшегося от пойманных насекомых; но это едва ли возможно благодаря их положению на нижних сторонах листьев и на черешках. Тем не менее, листья были погружены в раствор мочевины (одна часть на 437 частей воды); через 24 часа оранжевый слой протоплазмы в лопастях этих выступов, повидимому, подвергся аггрегации не больше, чем у других экземпляров, лежавших в воде. Затем я попробовал подвесить лист в сосуде над чрезвычайно зловонным настоем сырого мяса, чтобы посмотреть, поглотят ли клетки пары; но их содержимое не обнаружило реакции.

*Переваривающая способность выделения.** — Когда лист закрывается над каким-нибудь предметом, он, так сказать, образует собою временный желудок; если же этот предмет дает сколько-нибудь животного вещества, оно служит, употребляя выражение Шиффа, пептогеном, а железки на поверхности изливают свое кислое выделение, которое действует подобно желудочному соку животных. Так как было произведено очень много опытов над переваривающей способностью у Drosera, для Dionaea их было сделано лишь немного, но вполне достаточно, чтобы доказать,что пищеварение действительно происходит. Кроме того, это растение менее удобно для наблюдения, чем Drosera, потому что процесс происходит внутри закрытых лопастей. Насекомые, даже жуки, находясь несколько дней под действием выделения, удивительным образом размягчаются, хотя их хитиновые оболочки не разъедаются.

* Д-р Кёнби, из Уилмингтона, которому я весьма обязан за сведения относительно жизни Dionaea на ее родине, напечатал в «Gardener's Monthly», Philadelphia, August, 1868, интересные наблюдения. Он установил, что выделение переваривает животное вещество, как, например, внутренние части насекомых, кусочки мяса и пр., и что выделение снова поглощается. Ему также хорошо было известно, что лопасти остаются закрытыми гораздо дольше, когда находятся в соприкосновении с животными веществом, чем тогда, когда они закрывались от простого прикосновения или над предметами, не содержащими растворимых питательных веществ; он знал и то, что в этих последних случаях железки не дают выделения. Д-р Кёртис первый наблюдал выделение из железок («Boston Journal Nat. Hist.», vol. I, p. 123). Могу прибавить, что один садовод, м-р Найт, как сообщают (Kirby and Spence, «Introduction to Entomology», 1818, vol. I, p. 295), нашел, что один экземпляр Dionaea, на листья которого «он клал тонкие волокна сырой говядины, рос гораздо пышнее, чем другие растения, с которыми он этого не делал».

Опыт 1.— На одном конце листа был помещен кубик белка в $^1/_{10}$ дюйма (2,540 мм), а на другом — продолговатый кусочек желатины в $^1/_5$ дюйма (5,08 мм) длиною и $^1/_{10}$ шириною; затем я заставил лист закрыться. Через 45 часов он был разрезан. Белок был тверд и плотен, углы его лишь немного округлились; желатина же была разъедена, так что приобрела овальную форму; оба кусочка были залиты таким количеством кислого выделения, что оно капало с листа. Процесс пищеварения, по-видимому, идет несколько медленнее, чем у Drosera; это согласуется с временем, в течение которого листья остаются сомкнутыми над переваримыми объектами.

Опыт 2.— Кусочек белка в $^1/_{10}$ дюйма в квадрате, но толщиною только в $^1/_{20}$, и кусочек желатины прежнего размера были помещены на лист, который я разрезал восемь дней спустя. Поверхность была залита слегка липким, очень кислым выделением, и все железки находились в состоянии агрегации. От белка и желатины не осталось и следа. Кусочки подобного же размера были одновременно помещены на мокрый мох в том же горшке, так что находились приблизительно в одинаковых условиях; через восемь дней они побурели, разложились и были затянуты волокнами плесени, но не исчезли.

Опыт 3.— Я поместил кусочек белка в $^3/_{20}$ дюйма (3,81 мм) длиною и в $^1/_{20}$ шириною и толщиною, и кусочек желатины прежнего размера на другой лист, который был разрезан через семь дней: не оставалось и следа обоих веществ, на поверхности было лишь умеренное количество выделения.

Опыт 4.— Кусочки белка и желатины такого же размера, как и в предыдущем опыте, были помещены на лист, который произвольно раскрылся через двенадцать дней; здесь снова от обоих веществ не осталось и следа, и было лишь немного выделения у одного конца средней жилки.

Опыт 5.— Кусочки белка и желатины прежнего размера были помещены на другой лист, который через двенадцать дней оставался еще плотно закрытым, но начал вянуть; он был разрезан и ничего не содержал, кроме следов бурого вещества на том месте, где лежал белок.

Опыт 6.— Кубик белка в $^1/_{10}$ дюйма и кусочек желатины прежнего размера были помещены на лист, который самопроизвольно раскрылся через тринадцать дней. Кусочек белка, который был вдвое толще, чем в предыдущих опытах, оказался слишком большим, так как соприкасавшиеся с ним железки были повреждены и отваливались; осталась также пленка белка бурого цвета с налетом плесени. Вся желатина была поглощена, и осталось лишь немного кислого выделения на средней жилке.

Опыт 7.—Кусочек полупрожаренного мяса (не измеренный) и кусочек желатины были помещены на два конца листа, самопроизвольно открывшегося через одиннадцать дней; остались следы мяса, и поверхность листа в этом месте почернела; вся желатина исчезла.

Опыт 8. — Кусочек полупрожаренного мяса (не измеренный) был помещен на лист, который я насильственно держал раскрытым при помощи зажима, так что мясо смачивалось выделением (очень кислым) только с нижней поверхности. Тем не менее, спустя только 22,5 часа оно удивительно размягчилось сравнительно с другим кусочком того же мяса, который я поддерживал во влажном состоянии.

Опыт 9.— Кубик очень жесткой жареной говядины в $^1/_{10}$ дюйма был помещен на лист, самопроизвольно открывшийся через двенадцать дней; на листе осталось такое количество слабо кислого выделения, что оно стекало вниз. Мясо совершенно разложилось, но не все растворилось; плесени не было. Оставшийся маленький комочек был положен под микроскоп; на некоторых из волокон в середине еще была видна поперечная полосатость, на других не осталось и следа ее; можно было проследить все переходы между этими двумя состояниями. Остались шарики (повидимому, жира) и некоторое количество непереваренной эластической соединительной ткани. Таким образом, мясо находилось в том же состоянии, в каком, как было

раньше описано, находилось мясо, наполовину переваренное Drosera. И здесь, как и в случае белка, процесс переваривания, повидимому, идет медленнее, чем у Drosera. У противоположного конца того же листа был помещен плотно скатанный шарик хлеба; он совершенно разложился; я полагаю, что это произошло вследствие переваривания клейковины, но шарик казался лишь очень незначительно уменьшившимся в объеме.

Опыт 10.— Кубик сыра в $^1/_{20}$ дюйма и кубик белка были помещены на противоположных концах одного и того же листа. Через девять дней лопасти произвольно слегка раскрылись у того конца, где лежал сыр, но он почти или совсем не растворился, хотя размягчился и был окружен выделением. Два дня спустя (т. е. через одиннадцать дней после того, как белок был положен) конец с белком тоже самопроизвольно раскрылся, причем оставались лишь следы почерневшего и сухого белка.

Опыт 11.— Тот же опыт с сыром и белком был повторен над другим, несколько оцепенелым листом. Лопасти у конца с сыром, спустя шесть дней, произвольно приоткрылись; кубик сыра очень размягчился, но не растворился, и если уменьшился в размерах, то не намного. Двенадцать часов спустя раскрылся конец с белком, который теперь представлял крупную каплю прозрачной, некислой, липкой жидкости.

Опыт 12.— Опыт одинаковый с двумя предыдущими; здесь опять лист у конца, заключавшего сыр, раскрылся раньше противоположного конца, содержавшего белок; но дальнейших наблюдений не было произведено.

Опыт 13.— Шарик химически приготовленного казеина, около $^1/_{10}$ дюйма в диаметре, был положен на лист, произвольно раскрывшийся через восемь дней. Казеин в это время представлял мягкую клейкую массу, если и уменьшившуюся в размере, то очень мало, но залитую кислым выделением.

Эти опыты в достаточной степени показывают, что выделение из железок Dionaea растворяет белок, желатину и мясо, если они даны не в виде слишком больших кусков. Шарики жира и эластическая соединительная ткань не перевариваются. Выделение, вместе с растворенным им веществом, если его не слишком много, затем поглощается. С другой стороны, хотя химически приготовленный казеин и сыр (как и у Drosera) вызывают обильное кислое выделение, вероятно, вследствие поглощения какого-нибудь содержащегося в них белкового вещества, однако эти вещества не перевариваются, и если уменьшаются в размерах, то не заметно.

Действие паров хлороформа, серного эфира и синильной кислоты.— Растение, имевшее один лист, было введено в большой сосуд, содержавший одну драхму (3,549 куб. см) хлороформа, причем горлышко было неплотно закупорено ватой. Через 1 минуту пары вызвали едва заметное движение лопастей, но через 3 минуты зубцы скрестились, и вскоре лист совершенно закрылся. Однако доза была чересчур велика, так как через 2—3 часа лист казался как бы обожженным и вскоре погиб.

Два листа в сосуде вместимостью в 2 унции были подвергнуты на 30 минут действию паров 30 минимов (1,774 куб. см) серного эфира. Один лист спустя некоторое время закрылся; закрылся также и другой, пока я вынимал его из сосуда, не прикасаясь к нему. Оба листа сильно пострадали. Еще один лист, подвергнутый на 20 минут действию 15 минимов эфира, отчасти закрыл лопасти; чувствительные волоски были в это время совершенно невосприимчивы. Через 24 часа чувствительность этого листа восстановилась, но он еще оставался несколько оцепенелым. Лист, подвергнутый в большом сосуде всего в течение 3 минут действию десяти капель, утратил чувствительность. Через 52 минуты чувствительность восстановилась и лопасти закрылись от прикосновения к одному из волосков. Лист начал

раскрываться через 20 часов. Наконец, еще один лист был подвергнут всего на 4 минуты действию только четырех капель эфира; он утратил чувствительность и не закрывался, когда я по нескольку раз трогал его волоски, но закрылся, когда я отрезал конец раскрытого листа. Это указывает или на то, что внутренние части не утратили чувствительности, или же что порез является более сильным стимулом, чем повторные прикосновения к волоскам. Действовали ли более сильные дозы хлороформа и эфира, вызывавшие медленное закрывание листьев, на чувствительные волоски или же на самый лист,— я не знаю.

Цианистый калий, будучи оставлен в сосуде, дает цианистый водород или синильную кислоту. Лист был подвергнут в течение 1 часа 35 минут образующимся при этом парам; за это время железки до такой степени обесцветились и сморщились, что стали едва видны, и я сначала подумал, что все они отвалились. Лист не утратил чувствительности, так как закрылся, едва я прикоснулся к одному из волосков. Однако он пострадал, так как снова раскрылся почти через два дня и даже тогда не обнаруживал ни малейшей чувствительности. Спустя еще день его восприимчивость возвратилась; он закрылся от прикосновения, а после снова раскрылся. С другим листом произошло приблизительно то же после менее продолжительного действия этих паров.

О способе ловли насекомых.— Теперь мы рассмотрим поведение листьев при случайном прикосновении насекомых к одному из чувствительных волосков. Это часто случалось в моей оранжерее, но я не знаю, привлекают ли листья насекомых каким-нибудь специальным средством. На родине растение ловит их в большом числе. Как только волосок задет, обе лопасти закрываются с удивительной быстротой; а так как они составляют одна с другою угол меньше прямого, то они имеют большие шансы поймать всякого непрошенного посетителя. Угол между пластинкой и черешком не изменяется при закрывании лопастей. Движение происходит главным образом близ средней жилки, но не ограничено этою частью, ибо при схождении лопастей обе они загибаются внутрь по всей своей ширине; краевые зубцы, однако, не загибаются. Это движение всей лопасти было хорошо видно на одном листе, которому была дана большая муха и от которого я отрезал большой кусок у конца одной лопасти; таким образом, противоположная лопасть, не встречая с одной стороны сопротивления, продолжала загибаться внутрь гораздо дальше средней линии. Вся половина пластинки, от которой я отрезал кусок, была затем удалена, и противоположная лопасть тогда совершенно загнулась, описав дугу от 120 до 130°, так что приняла положение почти под прямым углом к тому, которое она занимала бы, если бы противоположная лопасть находилась на месте.

Вследствие загибания обеих лопастей внутрь, по мере их сближения, прямые краевые зубцы скрещиваются сначала верхушками, а под конец своими основаниями. Тогда лист закрыт полностью и заключает внутри узкую полость. Если он закрылся только от прикосновения к одному из чувствительных волосков или если он заключает предмет, не содержащий растворимого азотистого вещества, лопасти сохраняют вогнутую внутрь форму, пока не раскроются. Я наблюдал в десяти случаях раскрывание при таких обстоятельствах, т. е. когда внутри не было органического вещества. Во всех этих случаях листья раскрылись приблизительно на две трети всего расстояния через 24 часа, считая со времени закрытия. Даже тот лист, от которого была отрезана часть одной лопасти, приоткрылся в течение того же срока. Однажды лист

раскрылся приблизительно на две трети полного расстояния через 7 часов, а через 32 часа он открылся вполне; но в этом случае закрывание произошло от простого прикосновения волосом к одному из волосков, как раз достаточного для того, чтобы вызвать закрывание листа. Лишь немногие из этих десяти листьев раскрылись вполне ранее двух дней; двум-трем понадобилось даже несколько больше времени. Впрочем, листья, еще до того как они вполне раскрылись, готовы немедленно сомкнуться от прикосновения к их чувствительным волоскам. Я не знаю, сколько раз лист способен закрываться и раскрываться, если на нем не остается животного вещества; но один лист я заставил в продолжение шести дней четыре раза закрыться и затем раскрыться. В последний раз он поймал муху и тогда остался закрытым на много дней.

Эта способность быстро раскрываться после случайного прикосновения к волоскам былинок травы или предметов, занесенных на лист ветром, что иногда случается на родине растения,* должна иметь для листа некоторое значение, так как, пока лист остается закрытым, он, конечно, не может поймать насекомое.

Когда волоски раздражены и лист закрывается над насекомым, над кусочком мяса, белка, желатины, казеина и, без сомнения, над всяким другим предметом, содержащим растворимое азотистое вещество, лопасти вместо того, чтобы оставаться вогнутыми и образовать таким образом полость, постепенно плотно прижимаются одна к другой по всей своей ширине. Пока это происходит, края мало-помалу слегка расходятся, так что зубцы, первоначально скрещенные, под конец торчат двумя параллельными рядами. Лопасти прижимаются друг к другу с такой силой, что я видел кубик белка, который был сильно расплющен и имел на себе отчетливые отпечатки маленьких выдающихся железок; но последнее обстоятельство могло быть отчасти вызвано разъедающим действием выделения. Лопасти прилегают одна к другой так плотно, что при поимке крупного насекомого или другого большого предмета с внешней стороны листа бывает ясно видно соответствующее возвышение. Когда обе лопасти таким образом вполне сомкнуты, они с удивительной силой сопротивляются насильственному открыванию, производимому, например, при помощи узкого клина, который я вводил между ними; обыкновенно они скорее разрываются, чем уступают. Если они не разорвались, то снова закрываются, «захлопываясь с довольно громким звуком», как сообщает мне в письме д-р Кёнби. Но если крепко держать конец листа между большим и указательным пальцами или зажимом так, чтобы лопасти не могли начать закрываться, то в этом положении они обнаруживают очень мало силы.

Сначала я думал, что постепенное прижимание лопастей друг к другу вызывается исключительно тем, что пойманные насекомые ползают и многократно раздражают чувствительные волоски; этот взгляд казался мне наиболее правдоподобным, когда я узнал от д-ра Бэрдон Сандерсона, что при всяком раздражении волосков закрытого листа нормальный электрический ток нарушается. Тем не менее такое раздражение далеко не необходимо, ибо мертвое насекомое, кусочек мяса или кусочек белка действуют одинаково хорошо; это доказывает, что в таких случаях медленное прижимание лопастей друг к другу вызывается поглощением животного вещества. Мы видели, что поглощение

* Согласно д-ру Кёртису, «Boston Journal of Nat. Hist.», vol. I, 1837, p. 123.

крайне малого количества такого вещества также вызывает медленное закрывание вполне раскрытого листа; ясно, что это движение аналогично медленному прижиманию вогнутых лопастей друг к другу. Это последнее движение представляет для растения существенную важность, ибо железки обеих сторон приходят таким образом в соприкосновение с пойманным насекомым и вследствие этого дают выделение. Затем выделение вместе с растворенным в нем животным веществом распространяется вследствие капиллярного притяжения по всей поверхности листа, заставляя все железки давать секрет и доставляя им возможность поглощать растворенное животное вещество. Движение, вызываемое поглощением такого вещества, хотя и медленно, но достаточно для его конечной цели, между тем как движение, вызываемое прикосновением к одному из чувствительных волосков, быстро, что необходимо для поимки насекомых. Итак, эти два рода движения, вызываемые двумя столь резко различными средствами, подобно всем другим функциям этого растения, хорошо приспособлены для тех целей, которым служат.

Существует другое большое различие между поведением листьев, несущих на себе такие предметы, как кусочки дерева, пробки, бумажные шарики, или таких, волоски которых были только задеты, и действием листьев, которые захватили органические тела, содержащие растворимое азотистое вещество. Как мы видели, в первом случае листья раскрываются до истечения 24 часов и готовы снова закрыться даже раньше, чем вполне раскроются. Но если они закрылись над содержащими азот телами, они много дней остаются плотно закрытыми; после расправления они нечувствительны и более не приходят в действие или действуют только спустя значительный срок. Было четыре случая, когда листья после поимки насекомых совсем не открылись, и начали вянуть, пробыв сомкнутыми — в одном случае пятнадцать дней над мухой, во втором — двадцать четыре дня, хотя муха была мала, в третьем — двадцать четыре дня над древесной тлей, а в четвертом — тридцать пять дней над большой Tipula. В двух других случаях листья оставались закрытыми над мухами, по крайней мере, по девяти дней, и не знаю, сколько еще времени сверх того. Впрочем, следует прибавить, что в двух случаях, когда естественным путем были пойманы очень мелкие насекомые, лист открылся так быстро, как будто ничего не попалось; по моему предположению, это зависело от того, что эти слишком мелкие насекомые не были раздавлены или не выделили животного вещества, так что железки не пришли в раздражение. Мелкие угловатые кусочки белка и желатины были помещены на обоих концах у трех листьев; два из них оставались закрытыми по тринадцати дней, а третий — двенадцать. Два другие листа оставались закрытыми над кусочками мяса одиннадцать дней, третий лист — восемь дней, а четвертый (надломленный и поврежденный) — только шесть дней. Кусочки сыра или казеина были помещены на одном конце, а белок — на другом конце трех листьев; концы с первыми веществами раскрылись через шесть, восемь и девять дней, между тем как противоположные концы раскрылись несколько позже. Ни один из вышеупомянутых кусочков мяса, белка и т. д. не превышал по размерам кубика в $^1/_{10}$ дюйма (2,54 мм), иногда они бывали и мельче; однако этих маленьких порций было достаточно, чтобы много дней удерживать листья закрытыми. Д-р Кёнби сообщает мне, что над насекомыми листья остаются закрытыми дольше, чем над мясом; судя по тому, что мне пришлось видеть,

я вполне могу поверить, что это действительно так, особенно если насекомые крупных размеров.

Во всех вышеприведенных случаях и во многих других, когда листья оставались закрытыми в течение продолжительного, но неизвестного срока над насекомыми, пойманными естественным путем, они оказывались более или менее нечувствительными, когда раскрывались. Обыкновенно они бывали в течение многих последующих дней настолько нечувствительны, что никакое раздражение волосков не вызывало ни малейшего движения. Впрочем, в одном случае на следующий день после того, как лист, обхвативший муху, раскрылся, он крайне медленно закрылся, когда я прикоснулся к одному из его волосков; хотя в нем не заключалось никакого предмета, он находился в таком оцепенении, что раскрылся вторично лишь по прошествии 44 часов. В другом случае лист, который раскрылся после того, как простоял закрытым над мухой по меньшей мере девять дней, при сильном раздражении привел в движение только одну из двух лопастей и сохранил это необычное положение в течение следующих двух дней. Третий случай представляет самое резкое наблюдавшееся мною исключение: лист, пробывший закрытым над мухой неизвестное время, раскрылся, и после прикосновения к одному из его волосков закрылся, хотя довольно медленно. Д-р Кёнби, наблюдавший в Соединенных Штатах большое число растений, которые, хотя и не находились в месте их естественного произрастания, но были, вероятно, сильнее моих, сообщил мне, что «бывали случаи, когда сильные листья пожирали свою добычу по нескольку раз; но обыкновенно двух раз и очень часто одного раза бывало достаточно, чтобы сделать их недеятельными». М-с Трит, которая культивировала много растений в Нью-Джерси, также сообщает мне, что «несколько листьев поймали последовательно по три насекомых, но бо́льшая часть их не была в состоянии переварить третью муху и погибала при этой попытке. Впрочем, пять листьев переварили по три мухи и закрылись над четвертою, но погибли вскоре после четвертой поимки. Многие листья не переварили даже одного крупного насекомого». Итак, повидимому, пищеварительная способность несколько ограничена; несомненно, что листья всегда остаются много дней закрытыми над насекомым и что их способность снова закрываться не возвращается в течение многих последующих дней. В этом отношении Dionaea отличается от Drosera, которая ловит и переваривает много насекомых через более краткие промежутки времени.

Теперь мы подготовлены к пониманию значения краевых зубцов, которые являются столь характерным внешним признаком растения (рис. 12, стр. 489) и которые сначала, по моему неведению, казались мне бесполезными придатками. Когда лопасти сближаются вследствие загибания внутрь, сначала краевые зубцы скрещиваются верхушками, а под конец и основаниями. Пока края лопастей не придут в соприкосновение между собою, продолговатые просветы междр зубцами, шириною от $^1/_{15}$ до $^1/_{10}$ дюйма (1,693—2,540 мм), смотря по размеру листа, остаются открытыми. Таким образом, насекомое, если его тело не превышает этих размеров, легко может выбраться наружу между скрещенными зубцами, когда его встревожат закрывающиеся лопасти и наступающая темнота; один из моих сыновей действительно видел, что одно маленькое насекомое спаслось таким способом. Напротив, если довольно крупное насекомое попытается уйти сквозь решетку, оно наверно будет оттолкнуто обратно в ужасную тюрьму со сходящимися стенами,

потому что зубцы продолжают скрещиваться все более и более, пока края лопастей не придут в соприкосновение. Однако очень сильное насекомое было бы в состоянии освободиться, и м-с Трит видела в Соединенных Штатах, как это сделала одна бронзовка (*Macrodactylus subspinosus*). Очевидно, было бы очень невыгодно для растения, если бы оно теряло много дней, оставаясь закрытым над крошечным насекомым и сверх того несколько дней или недель на последующее восстановление своей чувствительности, тем более, что крошечное насекомое дало бы ему мало пищи. Гораздо лучше было бы для растения подождать, пока попадется довольно крупное насекомое, и выпускать на волю всех маленьких; такое преимущество обеспечено медленным сближением краевых зубцов, которые действуют наподобие крупных петель рыболовной сети, выпускающих на свободу мелких и бесполезных рыбок.

Желая проверить правильность этого взгляда,— и так как этот пример мне представляется хорошей иллюстрацией того, насколько мы должны быть осторожны, когда строим предположения о бесполезности какого-либо вполне развитого органа, как это было сделано мною по отношению к краевым зубцам,— я обратился к д-ру Кёнби. Он посетил местность, где встречается это растение, в начале лета, раньше, чем листья достигли полного размера, и прислал мне четырнадцать листьев, которые содержали насекомых, пойманных естественным путем. Четыре листа поймали маленьких насекомых, а именно: три — муравьев и четвертый — довольно маленькую муху, но остальные десять — все поймали крупных насекомых, а именно: пять щелкунов, двух листоедов, одного долгоносика, одного толстого большого паука и одну сколопендру. Из этих десяти насекомых восемь были жуки,* и из всех четырнадцати было только одно, которое легко могло улететь, а именно двукрылое. Drosera, напротив, питается, главным образом, насекомыми хорошо летающими, преимущественно двукрылыми, которых она ловит при помощи липкого выделения. Но для нас интереснее всего размеры десяти более крупных насекомых. В среднем их длина от головы до заднего конца равнялась 0,256 дюйма, а лопасти листьев в среднем имели в длину 0,53 дюйма, так что длина насекомых была очень близка к половине длины листьев, внутри которых они были заключены. Итак, лишь немногие из этих листьев напрасно израсходовали силы на поимку мелкой добычи, хотя, вероятно, много мелких насекомых ползало по ним и было поймано, но потом вышло через решетку.

Передача двигательного импульса и способы движения.— Достаточно прикоснуться к любому из шести волосков, чтобы вызвать закрывание обеих лопастей, которые в то же время загибаются внутрь по всей ширине. Следовательно, раздражение должно лучеобразно расходиться во всех направлениях от каждого волоска. Оно должно, кроме того, передаваться по листу с большой быстротою, так как обыкновенно лопасти закрываются одновременно, насколько об этом можно судить на-глаз. Большинство физиологов полагает, что у раздражимых расте-

* Д-р Кёнби замечает («Gardener's Monthly», Aug. 1868): «Вообще жуки и им подобные насекомые, хотя всегда бывают убиты, повидимому, обладают чересчур твердой оболочкой, так что не могут служить пищей, и, спустя короткое время, выбрасываются». Меня удивляет такое утверждение, по крайней мере, по отношению к таким жукам, как щелкуны, потому что те пять, которых я рассматривал, находились в *крайне* хрупком состоянии и были пусты, как будто все их внутренности были отчасти переварены. М-с Трит сообщает мне, что растения, которые она культивировала в Нью-Джерси, ловили главным образом двукрылых.

ний возбуждение передается по сосудисто-волокнистым пучкам или в тесной связи с ними. У Dionaea расположение этих сосудов (состоящих из спиральной и обыкновенной сосудистой ткани) на первый взгляд, повидимому, соответствует такому предположению, так как они проходят по средней жилке большим пучком, посылая в обе стороны маленькие пучки почти под прямым углом. Эти пучки иногда раздваиваются, приближаясь к краю, а у самого края маленькие ветви смежных сосудов соединяются и входят в краевые зубцы. В некоторых из этих точек соединения сосуды образуют своеобразные петли, подобные тем, которые были описаны для Drosera. Таким образом, сосуды идут по непрерывной ломаной линии вдоль всей окружности листа, а в средней жилке все они находятся в тесном соприкосновении, так что все части листа, повидимому, до некоторой степени сообщаются между собой. Тем не менее, присутствие сосудов не является необходимым для передачи двигательного импульса, так как он передается от кончиков чувствительных волосков[31] (которые имеют около $^1/_{20}$ дюйма в длину), куда никакие сосуды не входят; я не мог проглядеть их, потому что делал тонкие поперечные разрезы листа у основания волосков.

В нескольких случаях я делал ланцетом надрезы, приблизительно в $^1/_{10}$ дюйма длиною, у самых оснований волосков, параллельно средней жилке и, следовательно, как раз поперек направления сосудов. Иногда я делал их с внутренней, иногда с наружной стороны волосков; через несколько дней, когда листья открылись, я грубо прикасался к этим волоскам (так как они всегда несколько утрачивали чувствительность от этой операции), и лопасти тогда закрывались обыкновенным способом, хотя медленно, и иногда лишь по прошествии значительного срока. Эти опыты показывают, что двигательный импульс передается не по сосудам; кроме того, они показывают, что нет необходимости в прямолинейном сообщении волоска, который испытывает прикосновение, со средней жилкой и с противоположной лопастью или с внешними частями той же лопасти.

Далее, я сделал два надреза, один возле другого, оба параллельно средней жилке, так же, как раньше, по одному с каждой стороны у основания волоска, на пяти различных листьях, так что маленькая полоска, несущая волосок, была соединена с остальным листом только двумя своими концами. Эти полоски были приблизительно одинаковой величины; одну из них я тщательно измерил: в длину она имела 0,12 дюйма (3,048 мм), а в ширину 0,08 дюйма (2,032 мм); в средине ее стоял волосок. Только одна из этих полосок завяла и погибла. После того как лист оправлялся от операции, хотя надрезы были еще открыты, я грубо прикасался к поставленным в такие условия волоскам, и обе лопасти или только одна из них медленно закрывались. В двух случаях прикосновение к волоску не оказало действия; но когда я воткнул конец иглы в полоску у основания волоска, лопасти медленно закрылись. В этих случаях импульс должен был направиться вдоль полоски по линии, параллельной средней жилке, а затем разойтись лучеобразно от обоих концов или только от одного конца полоски по всей поверхности обеих лопастей.

Далее, были сделаны два параллельных надреза, подобные первым, по одному с каждой стороны у основания волоска, под прямым углом к средней жилке. Когда листья (числом два) оправились, я грубо прикоснулся к волоскам, и лопасти медленно закрылись; здесь импульс должен был пройти короткое расстояние по линии, образующей со

средней жилкой прямой угол, а затем распространиться лучеобразно во все стороны по обеим лопастям. Все эти случаи доказывают, что двигательный импульс расходится по всем направлениям через клеточную ткань,[32] независимо от расположения сосудов.

Мы видели, что у Drosera двигательный импульс передается подобным же образом во всех направлениях через клеточную ткань, но что его скорость в значительной степени зависит от длины клеток и от направления их более длинных осей. Мой сын сделал тонкие разрезы листа Dionaea, и оказалось, что клетки как внутренних, так и более поверхностных слоев очень вытянуты, и их более длинные оси направлены к средней жилке; именно в этом направлении двигательный импульс и должен передаваться с большой быстротою от одной лопасти к другой, так как обе они закрываются одновременно. Внутренние паренхиматические клетки крупнее, скреплены между собою свободнее и имеют более нежные стенки, чем клетки более поверхностные. Толстая масса клеточной ткани составляет верхнюю поверхность средней жилки над большим центральным сосудистым пучком.

При грубом прикосновении к волоскам, у основания которых были сделаны надрезы с обеих сторон или с одной, параллельно средней жилке или под прямым углом у ней, обе лопасти или только одна приходили в движение. В одном из этих случаев пришла в движение лопасть с той стороны, на которой находились раздраженные таким способом волоски, но в трех других случаях пришла в движение только противоположная лопасть; следовательно, повреждение, которого было достаточно, чтобы помешать движению одной лопасти, не воспрепятствовало передаче от этой лопасти стимула, вызвавшего движение противоположной лопасти. Таким образом мы узнаем еще, что, хотя нормально обе лопасти двигаются вместе, каждая из них обладает способностью двигаться самостоятельно. Уже был упомянут случай, когда оцепенелый лист, недавно раскрывшийся после поимки насекомого, привел в движение, после нового раздражения, только одну лопасть. Кроме того, один конец одной и той же лопасти может закрываться и открываться независимо от другого конца, как мы видели в некоторых из предыдущих опытов.

Когда довольно толстые лопасти закрываются, не видно никаких следов сморщивания ни на какой части их верхних сторон. Следовательно, клетки должны, повидимому, сокращаться. Главное средоточие движения, очевидно, находится в толстой массе клеток, лежащей над центральным пучком сосудов средней жилки. Чтобы установить, сокращается ли эта часть, я прикрепил лист на столике микроскопа так, что обе лопасти не могли вполне сомкнуться; далее я нанес две крошечные черные точки на среднюю жилку, в поперечном направлении и несколько ближе к одной стороне, и определил посредством микрометра, что расстояние между ними равняется $^{17}/_{1000}$ дюйма. Затем я прикоснулся к одному из волосков, и лопасти закрылись; но так как они не могли сомкнуться, я все еще мог видеть обе точки, расстояние между которыми теперь составляло $^{15}/_{1000}$ дюйма, так что маленькая часть верхней стороны средней жилки сократилась в поперечном направлении на $^{2}/_{1000}$ дюйма (0,0508 мм).

Мы знаем, что лопасти, при закрывании, становятся слегка вогнутыми по всей своей ширине. Это движение, повидимому, зависит от сокращения поверхностных слоев клеток по всей верхней стороне. Чтобы наблюдать их сокращение, я вырезал из одной лопасти узкую полоску

под прямым углом к средней жилке, так что в этой части можно было у закрытого листа видеть поверхность противоположной лопасти. Когда лист оправился от этой операции и раскрылся, я нанес три крошечные черные точки на поверхность против прореза, или окна, под прямым углом к средней жилке. Расстояние между точками оказалось равным $^{40}/_{1000}$ дюйма, так что между двумя крайними точками оно равнялось $^{80}/_{1000}$ дюйма. Затем я прикоснулся к одному из волосков, и лист закрылся. При новом измерении расстояний между точками, две ближайшие к средней жилке сблизились сравнительно с первоначальным положением на $^{1}/_{1000}$—$^{2}/_{1000}$ дюйма, а две дальние на $^{3}/_{1000}$—$^{4}/_{1000}$ дюйма; таким образом, две крайние точки находились теперь приблизительно на $^{5}/_{1000}$ дюйма (0,127 мм) ближе одна к другой, чем раньше. Если мы предположим, что вся верхняя сторона лопасти, имевшая в ширину $^{400}/_{1000}$ дюйма, сократилась в той же пропорции, то общее сокращение составит приблизительно $^{25}/_{1000}$, или $^{1}/_{40}$ дюйма (0,635 мм); но я не могу сказать, достаточно ли этого для объяснения легкого искривления всей лопасти внутрь.[33]

Наконец, что касается движения листьев, то изумительное открытие, сделанное д-ром Бэрдон Сандерсоном,* теперь всем известно, а именно, что в пластинке и черешке нормально существует электрический ток и что при раздражении листьев этот ток нарушается совершенно так же, как при сокращении мускула у животного.[34]

Раскрывание листьев.— Раскрывание происходит с неуловимо малой скоростью, независимо от того, заключен ли в листе какой-нибудь предмет или нет.** Каждая лопасть может выпрямляться самостоятельно, как случилось с нечувствительным листом, у которого закрылась только одна лопасть. Мы видели также в опытах с сыром и белком, что оба конца одной и той же лопасти могут до некоторой степени открываться независимо друг от друга. Но обыкновенно обе лопасти раскрываются одновременно. Расправление не зависит от чувствительных волосков: я отрезал у трех листьев на одной лопасти все три волоска при самых основаниях, и эти три листа расправились — один частично через 24 часа, второй до такой же степени через 48 часов, а третий, поврежденный раньше, только на шестой день. После того как эти листья раскрылись, они быстро закрылись, когда я привел в раздражение волоски другой лопасти. Затем у одного листа были отрезаны и эти волоски, так что не осталось ни одного. Этот изуродованный лист, несмотря на потерю всех своих волосков, открылся через два дня обычным способом. Когда я раздражал волоски погружением в раствор сахара, лопасти открывались не так скоро, как после простого прикосновения к волоскам; я предполагаю, что это зависит от сильного действия, испытываемого ими вследствие экзосмоза, благодаря чему они продолжают некоторое время сообщать двигательный импульс верхней стороне листа.

* «Proc. Royal Soc.», vol. XXI, p. 495, и доклад в Royal Institution 5 июня 1874 г., приведенный в «Nature», 1874, стр. 105 и 127.

** Нэттал в своих «Gen. American Plants», стр. 277 (примечание), говорит, что, собирая это растение на его родине, он «имел случай наблюдать, как отрезанный лист делал неоднократные усилия раскрыться под действием солнца; эти попытки состояли в волнообразном движении краевых ресничек, сопровождаемом частичным раскрыванием и последующим спадением пластинок; это движение, наконец, привело к полному раскрытию и потере чувствительности». Я обязан проф. Оливеру за это сведение; но я не понимаю, что происходило.

Следующие факты заставляют меня думать, что несколько слоев клеток, составляющих нижнюю поверхность листа, находятся всегда в состоянии натяжения, и что именно вследствие такого их механического натяжения, которое, вероятно, усиливается от притока свежей жидкости в клетки, лопасти начинают раздвигаться, или открываться, как только уменьшится сокращение верхней стороны. Один лист был срезан и внезапно окунут вертикально в кипящую воду: я ожидал, что лопасти сомкнутся, но они вместо того немного разошлись. Затем, я взял другой отличный лист, лопасти которого стояли одна к другой под углом приблизительно в 80°; при подобном же погружении угол внезапно увеличился до 90°. Третий лист был нечувствителен, так как только что открылся после поимки мухи, а потому многократные прикосновения к волоскам не вызывали ни малейшего движения; тем не менее, когда я окунул его подобным же образом, лопасти немного разошлись. Так как эти листья были опущены в кипящую воду перпендикулярно, обе стороны и волоски должны были испытать одинаковое действие; и я могу понять расхождение лопастей только в том случае, если мы предположим, что клетки на нижней стороне вследствие своего состояния натяжения действовали механически и таким образом внезапно раздвинули лопасти немного в стороны, как только клетки на верхней поверхности были убиты и потеряли свою сократительную силу. Мы видели, что кипящая вода подобным же образом заставляет щупальца у Drosera отгибаться назад; это движение аналогично расхождению лопастей у Dionaea.

В нескольких заключительных замечаниях относительно Droseraceae в пятнадцатой главе мы сравним разные виды раздражимости, свойственные различным родам, и разные способы, при помощи которых они ловят насекомых.

ГЛАВА XIV

ALDROVANDA VESICULOSA

Ловля ракообразных.— Строение листьев по сравнению с листьями Dionaea.—Поглощение железками, четырехлопастными выступами и остриями завернутых внутрь краев.— *Aldrovanda vesiculosa*, var. *australis*.— Ловля добычи.— Поглощение животного вещества. — *Aldrovanda vesiculosa*, var. *verticillata*.— Заключительные замечания.

Это растение можно назвать миниатюрной водной Dionaea. В 1873 г. Штейн открыл, что двулопастные листья, обыкновенно находимые в Европе в закрытом виде, раскрываются при достаточно высокой температуре и внезапно закрываются, если к ним прикоснуться.* Они раскрываются через 24—36 часов, повидимому, только в том случае, когда в них заключены неорганические предметы. Листья иногда содержат пузырьки воздуха, и прежде их считали пузырями; отсюда видовое название — vesiculosa. Штейн заметил, что иногда попадаются водные насекомые, а проф. Кон недавно нашел внутри листьев у растений, живущих в естественных условиях, много разных ракообразных и личинок.** Он помещал растения, которые содержались в профильтрованной воде, в сосуд, где находилось большое число ракообразных рода Cypris; на следующее утро многие из них оказались в плену; они были живы и еще плавали внутри закрытых листьев, но были осуждены на верную смерть.

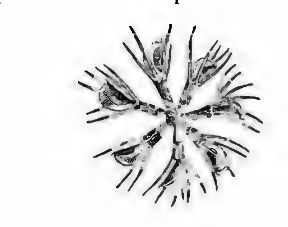
Тотчас же после того, как я прочел сообщение проф. Кона, я получил, благодаря любезности д-ра Гукера, живые растения из Германии. Так как я ничего не могу прибавить к превосходному описанию проф. Кона, я приведу только две иллюстрации: изображение мутовки листьев, заимствованное из его работы, и рисунок листа в раскрытом виде, сделанный моим сыном Френсисом. Впрочем, я присоединю несколько замечаний относительно различий между этими растением и Dionaea.

Aldrovanda лишена корней и свободно плавает в воде. Листья расположены вокруг стебля мутовками. Их широкие черешки оканчивают-

* После своей первой публикации Штейн обнаружил, что раздражимость листьев наблюдал де-Кассю, о чем имеется сообщение в «Bull. Bot. Soc. de France» за 1861 г. Дельпино говорит в работе, напечатанной в 1871 г. («Nuovo Giornale Bot. Ital.», v. III, p. 174), что «una quantità di chiocccioline et di altri animalcoli acquatici» [«множество моллюсков и других водных мелких животных»] бывают пойманы и задушены листьями. Я предполагаю, что *chiocciolinе* — пресноводные моллюски. Интересно было бы знать, бывают ли их раковины сколько-нибудь разъедены кислотою пищеварительного выделения.

** Я чрезвычайно обязан этому выдающемуся натуралисту за то, что он прислал мне экземпляр своей работы об Aldrovanda прежде, чем она была напечатана в его «Beiträge zur Biologie der Pflanzen», 3 Heft, 1875, S. 71.

ся четырьмя-шестью жесткими выростами,* у которых кончик переходит в твердую короткую щетинку. Двулопастный лист, средняя жилка которого также оканчивается щетинкой, расположен между этими выростами, служащими, очевидно, для его защиты. Лопасти состоят из очень нежной ткани, благодаря чему они прозрачны; они открываются, по словам Кона, приблизительно настолько же, насколько расходятся створки живой беззубки, следовательно даже меньше лопастей Dionaea; это должно облегчать ловлю водяных животных. Внешняя сторона листьев и черешков покрыта крошечными двураздельными сосочками, которые, очевидно, соответствуют восьмилучевым сосочкам Dionaea.



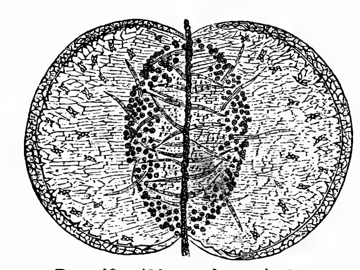


Рис. 13. *Aldrovanda vesiculosa*

Верхний рисунок — мутовка листьев (по проф. Кону). Нижний рисунок — раскрытый и сильно увеличенный лист.

Каждая лопасть в своем округлом очертании несколько превосходит полуокружность и состоит из двух весьма различных концентрических частей; внутренняя, меньшая часть, или та, которая ближе к средней жилке, слегка вогнута и состоит, по Кону, из трех слоев клеток. Верхняя сторона ее усеяна бесцветными железками, похожими на железки Dionaea, но более простыми; они сидят на ясно выраженных ножках, состоящих из двух рядов клеток. Внешняя, более широкая часть лопасти — плоская, очень тонкая и образована только двумя слоями клеток. На ее верхней стороне нет железок, а вместо них сидят маленькие четырехлопастные выступы; каждый из них состоит из четырех заостряющихся выростов, выходящих из общего основания. Эти выступы состоят из очень нежной оболочки, под которой лежит слой протоплазмы; иногда они содержат подвергшиеся аггрегации шарики гиалинового вещества. Два из слегка расходящихся выростов направлены к окружности, два — к средней жилке, составляя вместе нечто вроде греческого креста. Иногда два выроста бывают заменены одним, и тогда все образование оказывается трехлопастным. Мы увидим в одной из следующих глав, что эти выросты представляют любопытное сходство с теми, которые находятся внутри пузырьков у Utricularia, особенно у *Utricularia montana*, хотя этот род не близок к Aldrovanda.

Узкий край широкой плоской внешней части каждой лопасти загнут внутрь, так что, когда лопасти закрыты, внешние поверхности загнутых частей приходят в соприкосновение. На самом краю сидит ряд конических, приплюснутых, прозрачных заострений с широкими осно-

* Между ботаниками было много споров о гомологической природе этих выростов. Д-р Пичке («Bot. Zeitung», 1861, S. 146) полагает, что они соответствуют бахромчатым чешуйковидным образованиям, находящимся у оснований черешков Drosera.

ваниями, подобных колючкам на стебле ежевики или Rubus. Так как край загнут внутрь, эти острия направлены к средней жилке, и сначала кажется, будто они приспособлены к тому, чтобы не давать добыче ускользнуть; но едва ли это может быть их главной функцией, так как они состоят из очень нежной и чрезвычайно гибкой перепонки, которую легко можно сгибать, или совершенно складывать вдвое, не вызывая в ней трещин. Тем не менее, загнутые края вместе с остриями должны до некоторой степени препятствовать попятному движению всякого маленького существа, как только лопасти начнут закрываться. Итак, периферическая часть листа у Aldrovanda резко отличается от окружности листа у Dionaea; притом сидящие по краю острия нельзя рассматривать как гомологи зубцов вокруг листьев Dionaea, так как последние являются продолжениями пластинки, а не простыми эпидермальными образованиями. Повидимому, они и служат совершенно иной цели.

На вогнутой несущей железки части лопастей, а особенно на средней жилке находятся многочисленные длинные, тонко заостренные волоски. Как замечает проф. Кон, едва ли можно сомневаться, что они чувствительны к прикосновению и, испытав его, заставляют лист закрываться. Они состоят из двух рядов клеток, иногда, по словам Кона, из четырех, и не содержат сосудистой ткани. Они отличаются также от шести чувствительных волосков Dionaea тем, что бесцветны и имеют, кроме основного сочленения, еще сочленение посредине. Без сомнения, именно благодаря этим двум сочленениям они, несмотря на свою длину, избегают поломки при закрывании лопастей.

Растения, полученные мною в начале октября из Кью, совсем не раскрыли листьев, хотя я подвергал их действию высокой температуры. Исследовав строение некоторых из них, я производил опыты только над двумя, так как надеялся, что растения будут расти; теперь я сожалею, что не пожертвовал бо́льшим числом их.

Один лист был разрезан вдоль средней жилки, и железки рассмотрены при сильном увеличении. Затем он был помещен в несколько капель настоя сырого мяса. Через 3 часа 20 минут изменения не было, но при следующем осмотре, через 23 часа 20 минут, внешние клетки железок содержали, вместо прозрачной жидкости, шарообразные комочки зернистого вещества, обнаруживая этим, что из настоя было поглощено вещество. По аналогии с Dionaea весьма вероятно также, что эти железки выделяют жидкость, растворяющую или переваривающую животное вещество, извлекаемое из тела животных, которых ловят листья. Если положиться на ту же аналогию, то вогнутые, внутренние части обеих лопастей, вероятно, прижимаются одна к другой медленным движением, как только железки поглотят небольшое количество уже растворенного животного вещества. Содержащаяся в них вода была бы таким образом выдавлена наружу, и, следовательно, выделение не было бы слишком разбавлено для последующего действия. Что касается четырехраздельных выступов на внешних частях лопастей, то я не был в состоянии решить, подействовал ли на них настой, так как выстилающая их протоплазма была несколько сморщена до погружения. Во многих остриях на загнутых краях постенная протоплазма подобным же образом съежилась, и они содержали шарообразные крупинки гиалинового вещества.

Затем я взял раствор мочевины. Я выбрал это вещество отчасти потому, что его поглощают четырехлопастные выступы, а особенно железки у Utricularia — растения, которое, как мы потом увидим, питает-

ся разложившимся животным веществом. Так как мочевина является одним из последних продуктов изменений, происходящих в живом теле, она, повидимому, годится в качестве представителя ранних стадий разложения мертвого тела. Сделать опыт с мочевиной меня побудил также один любопытный маленький факт, упомянутый проф. Коном, а именно, что попавшиеся между закрывающихся лопастей довольно крупные ракообразные, делая усилия вырваться, подвергаются такому сильному сжатию, что часто выпускают колбасообразные массы извержений, которые были найдены внутри большинства листьев. Эти массы, без сомнения, содержат мочевину. Они могут остаться или на широких внешних поверхностях лопастей, где расположены четырехлопастные выступы, или внутри закрытой полости. В последнем случае вода, насыщенная извергнутым и разлагающимся веществом, медленно выдавливалась бы наружу и обмывала бы четырехлопастные выступы, если правильно мое предположение, что вогнутые лопасти, спустя некоторое время, сокращаются, подобно лопастям у Dionaea. Испорченная вода также могла бы во всякое время высачиваться наружу, особенно когда внутри полости образуются пузырьки воздуха.

Один лист был разрезан и подвергнут осмотру; оказалось, что внешние клетки железок содержат только прозрачную жидкость. Некоторые из четырехлопастных выступов содержали небольшое число шарообразных крупинок, но другие были прозрачны и пусты; положение их было отмечено. Затем этот лист был погружен в небольшое количество раствора одной части мочевины на 146 частей воды, или три грана на унцию. Через 3 часа 40 минут не было изменения ни в железках, ни в четырехлопастных выступах; в железках не было никакой определенной перемены и через 24 часа; следовательно, насколько можно судить по одному опыту, мочевина не действует на них так, как настой сырого мяса. Иначе обстояло дело с четырехлопастными выступами: выстилающая их протоплазма теперь не представляла однообразного строения; она слегка съежилась и обнаруживала во многих местах крошечные утолщения в виде неправильных желтоватых пятнышек и полосок, совершенно таких же, какие появляются внутри четырехлопастных выступов Utricularia, подвергнутых действию того же раствора. Кроме того, несколько четырехлопастных выступов, прежде пустых, содержали теперь шарики желтоватого вещества умеренных размеров или очень мелкие, подвергшиеся большей или меньшей аггрегации; это происходит также и у Utricularia при подобных же обстоятельствах. Некоторые острия на завернутых внутрь краях лопастей обнаружили подобную же реакцию, ибо выстилающая их протоплазма немного съежилась и содержала желтоватые пятнышки, а те, которые раньше были пусты, содержали теперь мелкие шарики и неправильные массы гиалинового вещества, более или менее подвергшиеся аггрегации; таким образом, и острия на краях, и четырехлопастные выступы поглотили вещество из раствора в течение 24 часов; но к этому вопросу я еще вернусь. У другого довольно старого листа, которому ничего не было дано, но который находился в испорченной воде, некоторые из четырехлопастных выступов содержали образованные аггрегацией прозрачные шарики. Они не реагировали на действие раствора углекислого аммония, одна часть на 218 частей воды: этот отрицательный результат согласуется с тем, что я наблюдал при подобных же обстоятельствах у Utricularia.

Aldrovanda vesiculosa, var. *australis*.— Проф. Оливер прислал мне из гербария в Кью высушенные листья этого растения, растущего в Квинсленде в Австралии. Нельзя сказать, следует ли принимать его за самостоятельный вид или за разновидность, пока ботаник не изучит его цветов. Выросты на верхнем конце черешка (числом от четырех до шести) значительно длиннее по сравнению с пластинкой и гораздо тоньше, чем у европейской формы. На значительном протяжении около концов они густо усажены загнутыми вверх колючками, которые совершенно отсутствуют у последней формы; на кончиках они несут обыкновенно две или три прямые колючки вместо одной. Двулопастный лист также, повидимому, несколько больше и немного шире, причем ножка, которою он прикреплен к верхнему концу черешка, немного длиннее. Острия на завернутых внутрь краях тоже отличаются: основания у них у́же, и они острее; кроме того, длинные острия чередуются с короткими гораздо правильнее, чем у европейской формы. Железки и чувствительные волоски у обеих форм сходны. На нескольких листьях я не мог рассмотреть четырехлопастных выступов, но я не сомневаюсь в том, что они были, хотя их нельзя было различить вследствие их нежности и оттого, что они сморщились; ибо они были совершенно ясно видны на одном листе при обстоятельствах, которые сейчас будут изложены.

Некоторые из закрытых листьев не содержали добычи, но в одном листе был довольно крупный жук,— судя по его приплюснутым голеням, вероятно водный вид, но не родственный с Colymbetes. Все более мягкие ткани этого жука были совершенно растворены, а хитиновые покровы были так чисты, точно были выварены в едком кали; следовательно, жук должен был пробыть внутри листа значительное время. Железки были бурее и менее прозрачны, чем на других листьях, которые ничего не поймали, а четырехлопастные выступы, вследствие частичного наполнения их бурым зернистым веществом, были ясно различимы, чего не наблюдалось, как уже указано, у других листьев. Некоторые острия на завернутых внутрь краях также содержали буроватое зернистое вещество. Таким образом, мы имеем лишнее доказательство того, что и железки, и четырехлопастные выступы, и краевые острия обладают способностью поглощать вещества, хотя, вероятно, различные.

Внутри другого листа находились расплавшиеся остатки довольно маленького животного, не ракообразного, которое имело простые сильные непрозрачные челюсти и большую слитную хитиновую оболочку. В других листьях были заключены комки черного органического вещества, может быть, растительного происхождения; но в одном из них находился также маленький червяк, очень разложившийся. Но не легко распознать происхождение отчасти переваренных и разложившихся тел, которые были расплюснуты, подвергнуты продолжительной сушке, а затем размочены в воде. Все листья содержали одноклеточные и другие водоросли, все еще зеленоватые, которые, очевидно, жили там в качестве случайных гостей, что, по словам Кона, наблюдается внутри листьев этого растения и в Германии.

Aldrovanda vesiculosa, var. *verticillata*.— Д-р Кинг, директор ботанического сада, любезно прислал мне высушенные экземпляры, собранные близ Калькутты. Мне кажется, Уоллич рассматривал эту форму, как отдельный вид, под названием *verticillata*. Она гораздо больше похожа на австралийскую форму, чем на европейскую, именно тем,

что выросты на верхнем конце черешка очень тонки и покрыты загнутыми вверх колючками; оканчиваются они также двумя прямыми маленькими колючками. Двулопастные листья, как мне кажется, больше и несомненно шире листьев даже австралийской формы, так что хорошо был заметен более крутой изгиб их краев. Если принять длину раскрытого листа за 100, то ширина бенгальской формы будет приблизительно 173, австралийской формы — 147 и германской — 134. Острия на загнутых внутрь краях подобны остриям австралийской формы. Из немногих листьев, которые были рассмотрены, три содержали низших ракообразных.

Заключительные замечания. — Листья трех вышеописанных близко родственных видов или разновидностей, очевидно, приспособлены к ловле живых существ. Что касается функций различных частей, едва ли можно сомневаться в том, что длинные, снабженные сочленениями волоски чувствительны, подобно волоскам Dionaea, и что при прикосновении они заставляют лопасти закрываться. То, что железки выделяют настоящую переваривающую жидкость и потом поглощают переваренное вещество, в высшей степени вероятно, по аналогии с Dionaea, ввиду того, что прозрачная жидкость внутри их клеток подвергается аггрегации, образуя после поглощения настоя сырого мяса шарообразные комочки. За это же говорит непрозрачный и зернистый вид железок в листе, который долгое время заключал в себе жука, а также чистое состояние покровов этого насекомого и покровов ракообразных (по описанию Кона), долго пробывших в плену. Далее, действие, оказываемое на четырехлопастные выступы 24-часовым пребыванием в растворе мочевины, присутствие бурого зернистого вещества внутри четырехлопастных выступов листа, в котором находился пойманный жук, и аналогия с Utricularia делают вероятным, что эти выступы поглощают изверженное и разлагающееся животное вещество. Более любопытен тот факт, что острия на завернутых внутрь краях, повидимому, служат для поглощения разложившегося животного вещества, так же как и четырехлопастные выступы. Таким образом, мы можем понять значение завернутых внутрь краев лопастей, которые снабжены нежными, направленными внутрь остриями, и значение широких плоских внешних частей, несущих четырехлопастные выступы; именно эти поверхности должны подвергаться обмыванию испорченной водой, вытекающей из полости листа, когда она содержит мертвых животных. Это может происходить от разных причин: от постепенного сокращения полости, от избыточного выделения жидкости и от образования пузырьков воздуха. В этом направлении требуются дальнейшие наблюдения; но если наш взгляд правилен, мы имеем замечательный случай, когда разные части одного и того же листа служат весьма различным целям: одна часть — для настоящего пищеварения, а другая — для поглощения разложившегося животного вещества. Таким образом, становится понятным также, каким образом растение путем постепенной утраты одной из двух способностей могло мало-помалу приспособиться к выполнению какой-либо одной функции при исключении другой; впоследствии будет показано, что два рода, именно Pinguicula и Utricularia, принадлежащие к одному и тому же семейству, приспособились к этим двум различным функциям.

ГЛАВА XV

DROSOPHYLLUM. — RORIDULA. — BYBLIS. — ЖЕЛЕЗИСТЫЕ ВОЛОСКИ ДРУГИХ РАСТЕНИЙ. — ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ О DROSERACEAE

Drosophyllum. — Строение листьев. — Характер выделения. — Способ ловли насекомых. — Способность к поглощению. — Переваривание животных веществ. — Краткий обзор наблюдений над Drosophyllum. — Roridula. — Byblis. — Железистые волоски других растений, их способность к поглощению. — Saxifraga. — Primula. — Pelargonium. — Erica. — Mirabilis. — Nicotiana. — Краткий обзор наблюдений над железистыми волосками. — Заключительные замечания о Droseraceae.

Drosophyllum lusitanicum. — Это редкое растение было найдено только в Португалии и, как я слышал от д-ра Гукера, в Марокко. Я получил живые экземпляры благодаря большой любезности м-ра У. Ч. Тэта, а позже от м-ра Д. Мо и д-ра Мура. М-р Тэт сообщает мне, что оно растет в изобилии по склонам сухих холмов близ Опорто и что множество мух прилипает к листьям. Последний факт хорошо известен сельским жителям, которые называют растение «мухоловкою» и нарочно вешают его в своих домах. В моей оранжерее одно растение поймало в начале апреля, хотя стояла холодная погода и насекомых было мало, так много насекомых, что оно должно было почему-либо представлять для них большую привлекательность. На четырех листьях молодого и маленького растения осенью было найдено 8, 10, 14 и 16 прилипших крошечных насекомых, преимущественно из двукрылых. Я упустил осмотреть корни, но слышал от д-ра Гукера, что они очень малы, как и у ранее упомянутых членов того же семейства Droseraceae.

Листья сидят на почти одеревянелой оси; они линейны, очень сужены у концов и имеют несколько дюймов в длину. Верхняя сторона вогнута, нижняя выпукла, посредине идет узкая бороздка. Обе стороны, за исключением бороздки, покрыты железками, которые сидят на ножках и расположены неправильными продольными рядами. Я буду называть эти органы щупальцами вследствие их близкого сходства со щупальцами Drosera, хотя они не обладают способностью к движению. На одном и том же листе они бывают очень различной длины. Железки также не равны по величине и окрашены в яркорозовый или пурпурный цвет; их верхние поверхности выпуклы, а нижние плоски или даже вогнуты, так что с виду они похожи на миниатюрные грибы. Они состоят (как мне кажется) из двух слоев нежных угловатых клеток, окружающих восемь или десять более крупных клеток с более толстыми зигзагообразными стенками. Внутрь от этих более крупных клеток лежат другие, отличающиеся спиральными утолщениями и, по-

видимому, связанные со спиральными сосудами, которые восходят по зеленым многоклеточным ножкам. Железки дают крупные капли липкого выделения. Другие железки такого же общего вида находятся на цветоножках и чашечке.

Кроме железок, сидящих на ножках большей или меньшей длины, на верхней и на нижней сторонах листьев имеются многочисленные железки, настолько мелкие, что они почти невидимы для невооруженного глаза. Они бесцветны и почти сидячие, круглы или овальны по очертанию; последние встречаются главным образом на нижней стороне листьев (рис. 14). Внутри они имеют совершенно такое же строение, как более крупные железки, поддерживаемые ножками; в сущности, обе эти формы почти переходят одна в другую. Но сидячие железки имеют одно важное отличие, так как никогда не дают выделения произвольно, хотя я рассматривал их при большом увеличении в жаркий день, когда железки на ножках давали обильное выделение. Тем не менее, если поместить маленькие кусочки влажного белка или фибрина на эти сидячие железки, они начинают спустя некоторое время давать выделение точно так же, как железки у Dionaea, при таких же условиях. Мне кажется, что они давали также выделение, когда я только потирал их кусочком сырого мяса. Как сидячие железки, так и более крупные, на ножках, обладают способностью быстро поглощать азотистое вещество.

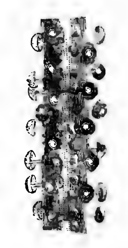


Рис. 14. *Drosophyllum lusitanicum*. Часть нижней поверхности листа; увеличено в семь раз.

Выделение из более крупных железок отличается от выделения Drosera замечательной особенностью; оно бывает кислым еще до того, как железки испытают какое-либо раздражение; судя по изменению цвета лакмусовой бумажки, оно более кисло, чем у Drosera. Я наблюдал это несколько раз; в одном случае я выбрал молодой лист, выделение которого не было обильно и который ни разу не поймал насекомого; однако выделение изо всех железок окрашивало лакмусовую бумажку в ярко-красный цвет. Судя по быстроте, с которой железки могут извлекать животное вещество из таких веществ, как хорошо промытый фибрин и хрящ, я предполагаю, что небольшое количество соответствующего фермента должно находиться в выделении еще до того, как железки будут раздражены, так что небольшое количество животного вещества быстро растворяется.

Благодаря свойству выделения или форме железок капли необыкновенно легко снимаются с них. Бывает даже довольно трудно положить на одну из капель какую-либо крошечную частицу при помощи полированной иглы с тонким острием, слегка смоченной водою, так как при удалении иглы обыкновенно снимается и капля; между тем, при опытах с Drosera такого затруднения не представляется, хотя капли иногда также снимаются. Вследствие этой особенности, когда маленькое насекомое садится на лист Drosophyllum, капли прилипают к его крыльям, ножкам или туловищу и отстают от железки; тогда насекомое ползет дальше, и к нему пристают другие капли, так что, наконец, будучи залито липким выделением, оно падает и умирает, лежа на маленьких сидячих железках, которыми густо покрыта поверхность листа. У Drosera насекомое, прилипшее к одной или нескольким внешним железкам, переносится их движением в центр листа; у Drosophyllum то же самое

достигается ползанием насекомого, которое не может улететь, потому что его крылья склеены выделением.

Существует другое различие в функции железок этих двух растений: мы знаем, что железки Drosera выделяют обильнее, когда испытают соответствующее раздражение. Но когда я помещал на железки Drosophyllum крошечные частицы углекислого аммония, капли раствора этой соли, или азотнокислого аммония, слюну, мелких насекомых, кусочки сырого или жареного мяса, белок, фибрин или хрящ, а также неорганические частицы, количество выделения, повидимому, ни разу нисколько не увеличилось. Так как насекомые обыкновенно не прилипают к более крупным железкам, но стягивают с них выделение, легко понять, что было бы мало пользы, если бы железки обладали свойством при раздражении давать обильное выделение, тогда как для Drosera это полезно, и такое свойство у нее развилось. Тем не менее, железки у Drosophyllum, без всякого раздражения, постепенно дают выделение для возмещения потери от испарения. Например, когда одно растение было помещено под маленький стеклянный колпак, внутренняя поверхность которого и подставка были обильно смочены, потери от испарения не было, и за день накопилось столько выделения, что оно стекало вниз по щупальцам и покрывало большие участки листьев.

Железки, которым были даны вышеупомянутые азотистые вещества и жидкости, не стали, как только что указано, выделять более обильно; напротив, они с удивительной быстротой поглощали собственные капли выделения. Кусочки влажного фибрина были помещены на пять железок; когда я осмотрел их спустя 1 час 12 минут, фибрин был почти сух, так как все выделение было поглощено. То же самое случилось с тремя кубиками белка через 1 час 19 минут и с четырьмя другими кубиками; впрочем, я осмотрел эти последние только через 2 часа 15 минут. Тот же результат наступал через 1 час 15 минут — 1 час 30 минут, когда на несколько железок помещались частицы хряща и мяса. Наконец, крошечная капля (около $^1/_{20}$ миннма) раствора азотнокислого аммония (одна часть на 146 частей воды) была распределена между выделением, окружавшим три железки, так что количество жидкости, окружавшей каждую из них, слегка увеличилось; однако, когда я осмотрел их через 2 часа, все три были сухи. С другой стороны, на десять железок было помещено семь частиц стекла и три — угольной золы, приблизительно такого же размера, как частицы вышеупомянутых органических веществ; за некоторыми из этих железок я следил 18 часов, за другими — два - три дня; однако не было замечено ни малейших признаков поглощения выделения. Следовательно, в предыдущих случаях поглощение выделения должно было зависеть от присутствия какого-нибудь азотистого вещества, которое либо уже было растворимым, либо сделалось таковым от выделения. Так как фибрин был чист и хорошо промыт в дестиллированной воде после пребывания в глицерине и так как хрящ был вымочен в воде, я предполагаю, что эти вещества должны были слегка подвергнуться действию выделения и сделаться растворимыми в продолжение вышеуказанного срока.

Железки обладают не только способностью быстро поглощать, но могут также снова быстро давать выделение; это последнее свойство, может быть, было приобретено вследствие того, что насекомые, прикоснувшиеся к железкам, обыкновенно снимают капли выделения, которые должны быть заменены новыми. Точный срок вторичного выделения был записан лишь в немногих случаях. Железки, на которые я положил

кусочки мяса и которые были почти сухи приблизительно через 1 час 30 минут, при осмотре еще через 22 часа давали выделение; то же самое случилось через 24 часа с одной железкой, на которую был помещен кусочек белка. Все три железки, между которыми была распределена крошечная капля раствора азотнокислого аммония и которые высохли через 2 часа, уже через 12 часов начали снова выделять.

Неспособность щупалец к движению.— Я тщательно наблюдал много крупных щупалец, к которым прилипли насекомые; клал на железки многих щупалец кусочки насекомых, кусочки сырого мяса, белок и т. д., капли раствора двух солей аммония и слюны; но я ни разу не мог открыть никаких признаков движения. Я также несколько раз раздражал железки иглою, царапал и колол пластинки, но ни пластинка, ни щупальца нисколько не загибались. Поэтому мы можем заключить, что они не способны к движению.

О поглотительной способности железок.— Косвенным образом уже было показано, что железки на ножках поглощают животное вещество; это доказывается далее изменением цвета железок и аггрегацией их содержимого, после того как они пробудут некоторое время в соприкосновении с азотистыми веществами или жидкостями. Следующие замечания относятся как к железкам, поддерживаемым ножками, так и к крошечным, сидячим. До того как железка каким-либо способом будет приведена в состояние раздражения, внешние клетки ее обыкновенно содержат только прозрачную пурпурную жидкость; более центральные заключают в себе массы пурпурного зернистого вещества, похожие на тутовую ягоду. Один лист был помещен в небольшое количество раствора одной части углекислого аммония на 146 частей воды (3 грана на 1 унцию); железки мгновенно потемнели и очень скоро стали черными. Это изменение зависело от резко выраженной аггрегации их содержимого, особенно во внутренних клетках. Другой лист был помещен в раствор азотнокислого аммония той же крепости; железки слегка потемнели через 25 минут, через 50 минут — сильнее, а через 1 час 30 минут были такого темного красного цвета, что казались почти черными. Другие листья были положены в слабый настой сырого мяса и в человеческую слюну; железки очень потемнели через 25 минут, а через 40 минут они были так темны, что их можно было бы назвать почти черными. Даже пребывание в дестиллированной воде в течение целого дня иногда вызывает слабую аггрегацию внутри клеток, так что они приобретают более темный оттенок. Во всех этих случаях действие проявляется в железках совершенно так же, как у Drosera. Однако молоко, так энергично действующее на Drosera, повидимому действует на Drosophyllum несколько слабее, так как железки лишь слегка потемнели, пробыв в нем 1 час 20 минут, но через 3 часа стали значительно темнее. Листья, пролежавшие 7 часов в настое сырого мяса и в слюне, были помещены в раствор углекислого аммония, и железки сделались тогда зеленоватыми; между тем, если бы они с самого начала были положены в углекислый аммоний, они стали бы черными. В последнем случае аммиак, вероятно, соединяется с кислотою выделения и потому не действует на красящее вещество; но когда мы действуем на железки сначала органической жидкостью, то либо кислота расходуется на работу пищеварения, либо клеточные стенки становятся более проницаемыми, так что неразложившийся углекислый аммоний проникает внутрь и действует на красящее вещество. Если положить на железку частицу сухого углекислого аммония, пурпурный

цвет быстро исчезает, вероятно, вследствие избытка соли. Кроме того, железка бывает убита.

Обратимся теперь к действию органических веществ: железки, на которые я клал кусочки сырого мяса, приобретали темный цвет; через 18 часов их содержимое заметно подвергалось аггрегации. Несколько железок с кусочками белка и фибрина потемнели через 2—3 часа, но в одном случае пурпурный цвет совершенно исчез. Я сравнил несколько железок, которые поймали мух, с другими, соседними: хотя они не очень отличались друг от друга по цвету, в степени их аггрегации была большая разница. Впрочем, в некоторых немногих случаях такой разницы не было: повидимому, причина состояла в том, что насекомые были пойманы давно, и железки пришли в первоначальное состояние. В одном случае группа сидячих бесцветных железок, к которым пристала маленькая муха, представляла своеобразный вид, так как они стали пурпурными, благодаря пурпурному зернистому веществу, выстилавшему клеточные стенки. Я должен, однако, оговориться, что весною, вскоре после прибытия некоторых моих растений из Португалии, железки не обнаруживали явственной реакции ни от кусочков мяса, ни от насекомых, ни от аммиачного раствора, — обстоятельство, которое я не могу объяснить.

Переваривание твердого животного вещества. При попытке положить на две из более крупных железок маленькие кубики белка, они соскользнули вниз, и, обмазанные выделением, были оставлены на нескольких мелких сидячих железках. Через 24 часа оказалось, что один из этих кубиков совершенно превратился в жидкость, но еще было видно несколько белых полосок; другой был очень округлен, но не совсем растворился. Два другие кубика были оставлены на крупных железках на 2 часа 45 минут; за это время все выделение было поглощено; но в кубиках не произошло заметного изменения, хотя, без сомнения, небольшое количество животного вещества было поглощено из них. Затем я поместил эти кубики на маленькие сидячие железки, которые после такого раздражения выделяли обильно в течение 7 часов. Один из этих кубиков сильно растворился за этот краткий срок: оба они совершенно превратились в жидкость через 21 час 15 минут; впрочем, в маленьких жидких массах еще было видно несколько белых полосок. Эти полоски исчезли спустя еще 6 часов 30 минут, а к следующему утру (т. е. через 48 часов после того, как кубики были положены на железки) превратившееся в жидкость вещество было совершенно поглощено. Кубик белка был оставлен на другой большой железке, которая сначала поглотила выделение, а через 24 часа излила свежий запас его. Этот кубик, теперь окруженный выделением, был оставлен на железке еще на 24 часа, но если и поддался действию выделения, то очень мало. Из этого мы можем заключить, что выделение из крупных железок обладает малой пищеварительной силой, хотя оно и очень кисло, или же, что количества, изливаемого отдельной железкой, недостаточно для растворения частицы белка, которая в тот же промежуток времени была бы растворена выделением из нескольких мелких сидячих железок. Вследствие гибели моего последнего растения, я не мог определить, которое из этих двух предположений правильно.

На более крупные железки было положено четыре крошечных клочка чистого фибрина, причем каждый лежал на одной, двух или трех. В течение 2 часов 30 минут все выделение было поглощено, и клочки оказались почти сухими. Затем они были передвинуты на сидячие же-

лезки. Один клочок через 2 часа 30 минут, казалось, вполне растворился, но, может быть, это была ошибка. Второй клочок при осмотре через 17 часов 25 минут оказался превращенным в жидкость, но под микроскопом было видно, что жидкость еще содержит плавающие крупинки фибрина. Два другие клочка были совершенно превращены в жидкость через 21 час 30 минут; но в одной из капель еще можно было рассмотреть очень небольшое число крупинок. Впрочем, они растворились спустя еще 6 часов 30 минут, и на некоторое расстояние кругом поверхность листа была покрыта прозрачной жидкостью. Таким образом, Drosophyllum переваривает белок и фибрин, повидимому, несколько скорее, чем Drosera; вероятно, это можно приписать тому, что кислота вместе с некоторым небольшим количеством фермента находится в выделении еще до того, как железки испытают раздражение; следовательно, пищеварение начинается сразу.

Заключительные замечания. — Линейные листья Drosophyllum лишь незначительно отличаются от листьев некоторых видов Drosera; главное различие состоит, во-первых, в присутствии крошечных, почти сидячих железок, которые, подобно железкам Dionaea, не дают выделения, пока не будут раздражены поглощением азотистого вещества. Но железки такого же рода имеются на листьях у *Drosera binata* и, повидимому, представлены сосочками на листьях *Drosera rotundifolia*. Во-вторых, на нижних сторонах листьев находятся щупальца, но мы видели, что небольшое число щупалец, неправильно размещенных и находящихся на пути к исчезновению, сохранилось на нижней стороне листьев у *Drosera binata*. Различия в функциях между этими двумя родами более крупны. Наиболее важное из них состоит в том, что щупальца у Drosophyllum не обладают способностью к движению; этот ущерб отчасти возмещается тем, что капли липкого выделения легко отделяются от железок; таким образом, когда насекомое приходит в соприкосновение с каплею, оно может отползти, но вскоре задевает другие капли и тогда, задохнувшись в выделении, падает на сидячие железки и погибает. Другое различие состоит в том, что выделение из крупных железок, до того как они испытают какое-либо раздражение, имеет резко кислую реакцию и, может быть, содержит небольшое количество соответствующего фермента. Далее, эти железки не увеличивают количества выделения после раздражения поглощением азотистого вещества; напротив, они тогда поглощают собственное выделение с удивительной быстротой. Немного спустя они снова начинают выделять. Все эти особенности, вероятно, связаны с тем, что насекомые обыкновенно не пристают к первой железке, с которой они пришли в соприкосновение, хотя иногда это случается, а также с тем, что животное вещество насекомых растворяется преимущественно выделением сидячих железок.

Roridula [35]

Roridula dentata. — Это растение, родом из западных частей мыса Доброй Надежды, было прислано мне в высушенном виде из Кью. Стебель и ветви у него почти одеревянелые, и, повидимому, оно достигает роста в несколько футов. Листья линейные, концы их очень вытянуты. Верхние и нижние стороны листьев вогнуты и имеют посредине рубчик; обе они покрыты щупальцами весьма различной длины; одни из щупалец очень длинны, особенно на кончиках листьев; другие очень коротки. Железки также весьма неравной величины и несколько вытянуты. Они сидят на многоклеточных ножках.

Таким образом, это растение в некоторых отношениях сходно с Drosophyllum, но отличается от него следующими особенностями. Я не мог найти сидячих железок; они не принесли бы никакой пользы, так как верхняя сторона листьев густо усеяна заостренными, одноклеточными волосками, направленными вверх. Ножки щупалец не содержат спиральных сосудов; внутри железок также нет клеток со спиральными утолщениями. Листья часто сидят пучками, перистые, причем листочки расположены под прямым углом к главной линейной пластинке. Эти боковые листочки часто бывают очень коротки и несут только одно конечное щупальце и одно или два коротких щупальца по бокам. Нельзя провести ясной границы между ножкой длинного конечного щупальца и очень вытянутой верхушкой листа. Конечно, мы можем произвольно провести ее через точку, которой достигают спиральные сосуды, идущие от пластинки; но другого различия не существует.

Судя по многочисленным кусочкам грязи, прилипшим к железкам, было очевидно, что они в изобилии выделяют липкое вещество. На листьях было также большое число приставших разнородных насекомых. Я нигде не мог найти никаких признаков того, чтобы щупальца были пригнуты к пойманным насекомым; вероятно, это было бы видно даже на засушенных экземплярах, если бы щупальца обладали способностью к движению. Итак, этой отрицательной чертой Roridula походит на своего северного заместителя Drosophyllum.

Byblis [35]

Byblis gigantea (Западная Австралия).— Мне прислали из Кью засушенный экземпляр около 18 дюймов высотою, с крепким стеблем. Листья имеют в длину несколько дюймов, линейны, слегка сплющены; на нижней стороне находится маленькая выступающая жилка. Они со всех сторон покрыты железками двух родов: одни — сидячие и расположены рядами, другие — снабжены ножками умеренной длины. Близ узких верхушек листьев ножки длиннее, чем в других местах, и равны здесь поперечнику листа. Железки бледнопурпурные, сильно приплюснуты и состоят из одного слоя расположенных лучеобразно клеток, которых в более крупных железках бывает от сорока до пятидесяти. Ножка состоит из одной удлиненной клетки с бесцветными, чрезвычайно нежными стенками, на которых выделяются тончайшие пересекающиеся спиральные линии. Я не знаю, являются ли эти линии результатом сокращения при высыхании стенок, но вся ножка часто оказывалась свернутой в спираль. Эти железистые волоски гораздо проще по своему строению, чем так называемые щупальца предшествующих родов, и не отличаются существенно от волосков у бесчисленных других растений. Цветоножки несут подобные же железки. Самая своеобразная особенность листьев состоит в том, что верхушка расширяется в маленькую шишечку, которая покрыта железками и приблизительно на треть шире смежной части суженного листа. В двух случаях на железках находились прилипшие мертвые мухи. Так как неизвестно ни одного примера, чтобы одноклеточные образования обладали способностью к движению,* Byblis, без сомнения, ловит насекомых единственно посредством своего липкого выделения. Вероятно, насекомые падают, обмазанные выделением, и ложатся на маленькие сидячие железки,

* Sachs, «Traité de Bot.», 3 édit., 1874, p. 1026.

которые, если судить по аналогии с Drosophyllum, изливают затем выделение и впоследствии поглощают переваренное вещество.

Дополнительные наблюдения над поглощающей способностью железистых волосков у других растений. — Здесь будет уместно привести несколько наблюдений по этому предмету. Так как железки у многих, вероятно даже у всех видов Droseraceae, поглощают различные жидкости или по меньшей мере допускают свободный проход их,* мне казалось желательным определить, насколько железки других растений, не приспособленных специально к ловле насекомых, обладают этой способностью. Растения для опытов я брал наудачу, кроме двух видов камнеломки, которые я выбрал потому, что они принадлежат к семейству, родственному с Droseraceae. Большинство опытов я производил, погружая железки в настой сырого мяса или еще чаще в раствор углекислого аммония, ввиду быстрого и сильного действия этого вещества на протоплазму. Мне также казалось особенно желательным определить, поглощается ли аммиак, так как небольшое количество его содержится в дождевой воде. У Droseraceae выделение липкой жидкости не препятствует железкам поглощать; поэтому и у других растений железки могли бы выделять излишние вещества или пахучую жидкость для защиты от нападений насекомых или с какой-нибудь иной целью и все-таки обладать поглощающей способностью. Я сожалею, что в нижеприведенных случаях не пробовал, может ли выделение переваривать или делать растворимыми животные вещества; впрочем, такие опыты были бы трудны вследствие малого размера железок и малого количества выделения. Мы увидим в следующей главе, что выделение железистых волосков Pinguicula несомненно растворяет животное вещество.

Saxifraga umbrosa. — Цветоножки и черешки листьев покрыты короткими волосками, которые несут железки розового цвета, состоящие из нескольких многоугольных клеток; ножки их разделены перегородками на отдельные клетки, обыкновенно бесцветные, но иногда розовые. Железки выделяют желтоватую липкую жидкость, на которую иногда, хотя не часто, попадаются мелкие двукрылые.** Клетки железок содержат яркорозовую жидкость, которая переполнена крупинками или шарообразными комочками розоватого рыхлого вещества. Это вещество, должно быть, протоплазма, так как если железку поместить в каплю воды и рассматривать ее, то видно, что оно подвергается медленным, но беспрерывным изменениям формы. Подобные же движения были наблюдаемы после того, как железки пробыли в воде 1, 3, 5, 18 и 27 часов. Даже по истечении этого последнего срока железки сохраняли яркорозовый цвет, а аггрегация протоплазмы внутри их клеток, повидимому, не усилилась. Непрерывное изменение формы, которому подвергаются комочки протоплазмы, зависит не от поглощения воды, так как это изменение было видно и в железках, которые оставались сухими.

Цветочная стрелка, которая оставалась прикрепленной к растению, была согнута (29 мая) и погружена на 23 часа 30 минут в крепкий настой сырого мяса.

* Различие между настоящим поглощением и простым проникновением или пропитыванием далеко не вполне установлено; см. Müller, «Physiology», англ. перевод, 1838, т. I, стр. 280.

** Относительно *Saxifraga tridactylites* д-р Друс говорит («Pharmaceutical Journal», май, 1875), что он осмотрел не одну дюжину растений и что почти в каждом случае находил остатки насекомых, прилипшие к листьям. То же самое, как я слышал от одного знакомого, можно видеть на этом растении в Ирландии.

Цвет содержимого железок слегка изменился, так как приобрел теперь более мутный и более темнопурпурный оттенок сравнительно с прежним. Содержимое также, повидимому, подверглось большей аггрегации, потому что расстояния между комочками протоплазмы увеличились; но этот последний результат не наступал в некоторых других подобных опытах. Комочки, казалось, изменяли форму быстрее, чем в воде; таким образом, через каждые четыре-пять минут клетки представлял иной вид. Продолговатые массы в течение одной или двух минут становились шарообразными, шарообразные вытягивались и сливались с другими. Крошечные комочки быстро увеличивались в размерах, и я видел, как три отдельных комочка соединились. Словом, движения были совершенно одинаковы с теми, которые описаны для Drosera. Клетки ножек не поддались действию настоя; этого не случилось и в следующем опыте.

Другой цветочный стебель был помещен таким же способом и на такой же срок в раствор одной части азотнокислого аммония в 146 частях воды (или 3 грана на 1 унцию); окраска железок изменилась совершенно так же, как от настоя сырого мяса.

Еще один цветочный стебель был погружен, как и раньше, в раствор углекислого аммония (одна часть на 109 частей воды). Через 1 час 30 минут железки не изменили цвета, но через 3 часа 45 минут большая часть их стала мутнопурпурной, некоторые — черновато-зелеными; небольшое число оставалось пока без изменения. Я видел, что комочки протоплазмы внутри клеток находятся в движении. Клетки ножек не изменились. Я повторил опыт; свежий цветочный стебель был помещен на 23 часа в раствор, и на этот раз обнаружилось резкое действие; все железки очень почернели, а жидкость в клетках ножек, бывшая прежде прозрачной, до самого основания их содержала шарообразные комочки зернистого вещества. При сравнении многих отдельных волосков становилось очевидным, что углекислый аммоний сначала поглощается железками и что вызванное этим действие передается по волоскам из клетки в клетку. Первое изменение, которое я мог заметить, заключалось в том, что в жидкости появлялась туманность вследствие образования очень мелких крупинок, которые затем собираются в более крупные массы. Вообще, в потемнении железок и в том, что процесс аггрегации распространяется по клеткам ножек вниз, имеется значительное сходство с явлениями, происходящими при погружении щупальца Drosera в слабый раствор той же соли. Впрочем, железки поглощают гораздо медленнее, чем железки Drosera. Кроме железистых волосков, имеются звездообразные органы, повидимому, не дающие выделения и не обнаруживших ни малейшего изменения от вышеуказанных растворов.

Хотя у неповрежденных цветочных стрелок и листьев углекислый аммоний поглощается только железками, однако он проникает через надрез на поверхности гораздо скорее, чем в железку. Я отрывал полоски кожицы на цветочной стрелке и видел, что клетки ножек содержат только бесцветную прозрачную жидкость; клетки железок заключали в себе, как обыкновенно, некоторое количество зернистого вещества. Затем я погрузил эти полоски в тот же раствор, что и раньше (одна часть углекислого аммония на 109 частей воды), и через несколько минут зернистое вещество показывалось в нижних клетках ножек. Это действие неизменно начиналось (я несколько раз повторял опыт) в самых нижних клетках, следовательно как раз у оторванной поверхности; затем оно постепенно восходило по волоскам, пока не достигало железок, в направлении, обратном тому, которому оно следует в неповрежденных экземплярах. Затем железки изменяли цвет, и содержавшееся в них раньше зернистое вещество образовывало вследствие аггрегации более крупные комочки. Далее, два коротких кусочка цветочной стрелки были оставлены на 2 часа 40 минут в более слабом растворе (одна часть углекислого аммония на 218 частей воды); в обоих случаях ножки волосков возле срезанных концов содержали

к этому времени много зернистого вещества, а железки совершенно потеряли окраску.

Наконец, на несколько железок были помещены кусочки мяса; я осмотрел их через 23 часа, а также и другие железки, которые, повидимому, незадолго до того поймали мелких мух; но они не представляли никакого отличия от железок других волосков. Может быть, времени было недостаточно для поглощения. Я думаю так потому, что некоторые железки, на которых, очевидно, долго пролежали мертвые мухи, были бледного, грязнопурпурного цвета или даже почти бесцветны, а зернистое вещество внутри их представляло необыкновенный и несколько странный вид. То, что эти железки поглотили животное вещество из мух, вероятно путем экзосмоза в липкое выделение, мы можем заключить не только по изменившемуся цвету железок, но и по тому, что при помещении в раствор углекислого аммония некоторые клетки их ножек *наполнились* зернистым веществом, тогда как клетки других волосков, которые не поймали мух, пробыв в том же растворе столько же времени, содержали лишь малое количество зернистого вещества. Но необходимы дополнительные доказательства, прежде чем мы окончательно убедимся в том, что железки этой камнеломки могут, хотя бы в течение очень продолжительного времени, поглощать животное вещество из крошечных насекомых, которых они иногда случайно ловят.

Saxifraga rotundifolia (?).— Волоски на цветочных стрелках этого вида длиннее только что описанных и несут беднобурые железки. Я рассматривал много волосков; клетки ножек были совершенно прозрачны. Отогнутая стрелка была погружена на 30 минут в раствор углекислого аммония (одна часть на 109 частей воды); две или три самых верхних клетки на ножках содержали теперь зернистое или подвергшееся аггрегации вещество; железки приобрели яркий желтовато-зеленый цвет. Итак, железки этого вида поглощают углекислый аммоний гораздо быстрее, чем железки *Saxifraga umbrosa*, и верхние клетки ножек также гораздо быстрее обнаруживают реакцию. Кусочки стрелки были отрезаны и погружены в тот же раствор; тогда процесс аггрегации пошел вверх по волоскам в обратном направлении; клетки возле срезанных поверхностей реагировали раньше всех прочих.

Primula sinensis.— Цветочные стрелки, верхние и нижние стороны листьев и их черешки покрыты множеством волосков большей или меньшей длины. Ножки более длинных волосков разделены поперечными перегородками на восемь-девять клеток. Расширенная конечная клетка шарообразна и образует железку, которая выделяет неравномерное количество густого, слегка липкого, не кислого, буровато-желтого вещества.

Кусочек молодой цветочной стрелки был сначала погружен в дистиллированную воду на 2 часа 30 минут, и железистые волоски не обнаружили никакой реакции. Другой кусочек, на котором было двадцать пять коротких и девять длинных волосков, был тщательно осмотрен. Железки длинных волосков не содержали твердого или полутвердого вещества, и только железки двух из двадцати пяти коротких волосков содержали несколько шариков. Затем этот кусочек был погружен на 2 часа в раствор углекислого аммония (одна часть на 109 частей воды); после этого у двадцати пяти более коротких волосков, за двумя или тремя исключениями, в железках оказалось по одному крупному комочку или от двух до пяти более мелких шарообразных комочков полутвердого вещества. Три железки на девяти длинных волосках также содержали подобные комочки. У небольшого числа волосков шарики находились также в клетках, расположенных непосредственно под железками. При взгляде на все тридцать четыре волоска не могло быть сомнения, что железки поглотили некоторое количество углекислого аммония. Другой кусочек был оставлен только на 1 час в том же растворе, и образовавшееся вследствие аггрегации вещество появилось во всех железках. Мой сын Френсис рассмотрел

несколько железок на более длинных волосках, которые содержали маленькие комочки вещества до погружения в какой-либо раствор; эти комочки медленно изменяли форму и, следовательно, несомненно состояли из протоплазмы. Затем он смачивал эти волоски в течение 1 часа 15 минут, пока они лежали под микроскопом, раствором углекислого аммония (одна часть на 218 частей воды); в железках не обнаружилось заметного действия: его и нельзя было ожидать, так как их содержимое уже находилось в состоянии аггрегации. Но в клетках ножек появились многочисленные почти бесцветные шарики вещества, менявшие свою форму и медленно сливавшиеся; таким образом, вид клеток совершенно изменялся в последовательные промежутки времени.

Железки на молодой цветочной стрелке, пролежавшие 2 часа 45 минут в крепком растворе углекислого аммония (одна часть на 109 частей воды), содержали в изобилии образовавшиеся вследствие аггрегации комочки, но я не знаю, было ли их образование вызвано действием соли. Этот кусочек был снова помещен в раствор, так что в общем он пробыл в нем 6 часов 15 минут: теперь произошло большое изменение, так как почти все шарообразные комочки внутри клеток железок исчезли и были заменены зернистым веществом более темного бурого цвета. Этот опыт был повторен три раза приблизительно с таким же результатом. В одном случае кусочек пробыл в растворе 8 часов 30 минут, и хотя почти все шарообразные комочки превратились в бурое зернистое вещество, небольшое число их все еще оставалось. Если шарообразные комочки подвергшегося аггрегации вещества первоначально образовались просто от какого-нибудь химического или физического воздействия, то представляется странным, что несколько более продолжительное пребывание в том же растворе производит такое полное изменение их. Но так как комочки, которые медленно и самопроизвольно изменяли форму, должны были состоять из живой протоплазмы, то нет ничего удивительного в том, что она была повреждена или убита и что вид ее совершенно изменился от продолжительного пребывания в крепком растворе углекислого аммония. Раствор такой крепости парализует всякое движение у Drosera, но не убивает протоплазму; еще более крепкий раствор препятствует протоплазме образовывать при аггрегации обычные шарообразные комочки надлежащего размера; хотя они не распадаются, но становятся зернистыми и непрозрачными. Почти так же действуют вода и некоторые растворы (например, растворы солей натрия и калия), вызывая сначала неполную аггрегацию в клетках у Drosera; затем маленькие комочки распадаются в зернистое или рыхлое бурое вещество. Все предыдущие опыты были произведены над цветочными стрелками; впрочем, кусочек листа также был погружен на 30 минут в крепкий раствор углекислого аммония (одна часть на 109 частей воды); во всех железках, прежде содержавших лишь прозрачную жидкость, появились маленькие шарообразные комочки вещества.

Я произвел также несколько опытов над действием паров углекислого аммония на железки, но приведу лишь небольшое число их. Срезанный конец черешка у молодого листа был залеплен воском и затем помещен под маленький стеклянный колпак с большою щепотью углекислого аммония. Через 10 минут в железках наблюдалась значительная аггрегация, а протоплазма, выстилающая клетки ножек, немного отстала от стенок. Другой лист был оставлен на 50 минут, и получился такой же результат, с той только разницей, что волоски приобрели буроватый цвет по всей своей длине. У третьего листа, который был подвергнут действию паров в течение 1 часа 50 минут, в железках оказалось много образовавшегося вследствие аггрегации вещества, и некоторые из комочков обнаруживали признаки распадения в бурое зернистое вещество. Этот лист был снова помещен в пары, так что в общем подвергался их действию 5 часов 30 минут: после этого, хотя я осмотрел большое число железок, подвергшиеся аггрегации комочки были найдены только в двух или трех; во всех остальных комочки, которые раньше были шарообразными, пре-

вратились в бурое, непрозрачное, зернистое вещество. Итак, мы видим, что пары, действовавшие в продолжение значительного срока, производят такой же эффект, как продолжительное пребывание в крепком растворе. В обоих случаях едва ли можно сомневаться в том, что соль была поглощена главным образом или исключительно железками.

В другом случае кусочки влажного фибрина, капли слабого настоя сырого мяса и воды были оставлены на 24 часа на нескольких листьях; затем волоски были осмотрены, но, к моему удивлению, они ничем не отличались от других, к которым эти жидкости не прикасались. Однако большинство клеток содержало гиалиновые неподвижные шарики, которые, повидимому, состояли не из протоплазмы, но, как я предполагаю, из какого-нибудь смолистого вещества или эфирного масла.

Pelargonium zonale (разновидность с белыми краями).— Листья покрыты множеством многоклеточных волосков; одни из них просто заострены, другие несут железистые головки; они значительно отличаются друг от друга по длине. Я осмотрел железки на куске листа и нашел, что они содержат лишь прозрачную жидкость; большая часть воды была удалена из-под покровного стеклышка и была прибавлена крошечная капля углекислого аммония (одна часть на 146 частей воды); таким образом, была дана крайне малая доза. Уже через 3 минуты наблюдались признаки аггрегации внутри железок у более коротких волосков; спустя 5 минут во всех них показалось много мелких шариков бледнобурого цвета; подобные же шарики, но более крупные, были найдены в крупных железках более длинных волосков. После того как этот кусочек пролежал 1 час в растворе, многие из более мелких шариков изменили положение, а внутри некоторых шариков покрупнее появились две-три вакуоли или мелких шарика (я не знаю, что это было) несколько более темного оттенка. Теперь можно было видеть мелкие шарики в некоторых из самых верхних клеток в ножках, а у ниже расположенных клеток выстилающая их протоплазма слегка отделилась от стенок. Через 2 часа 30 минут, считая от начала пребывания в растворе, крупные шарики внутри железок у более длинных волосков превратились в комочки более темного бурого зернистого вещества. Итак, судя по тому, что мы видели у *Primula sinensis*, едва ли можно сомневаться, что эти комочки первоначально состояли из живой протоплазмы.

Капля слабого настоя сырого мяса была помещена на лист, и через 2 часа 30 минут внутри железок можно было видеть много шариков. Эти шарики при новом осмотре через 30 минут слегка изменили свое положение и форму; один из них разделился на два; но эти изменения были не совсем сходны с теми, которым подвергается протоплазма у Drosera. Кроме того, эти волоски не были осмотрены до погружения, и подобные же шарики находились в некоторых железках, которые не приходили в соприкосновение с настоем.

Erica tetralix.— Несколько длинных железистых волосков сидит по краям верхних сторон листьев. Ножки состоят из нескольких рядов клеток и поддерживают довольно большие шарообразные головки, выделяющие липкое вещество, на которое иногда, хотя и редко, попадаются крошечные насекомые. Несколько листьев было положено на 23 часа в слабый настой сырого мяса и в воду; затем я сравнил волоски между собою, но они представляли очень мало различия или его совсем не было. В обоих случаях клеточное содержимое казалось несколько более зернистым, чем раньше; но крупинки не обнаруживали никакого движения. Другие листья были помещены на 23 часа в раствор углекислого аммония (одна часть на 218 частей воды); здесь также, повидимому, количество зернистого вещества увеличилось; но один такой комочек по прошествии 5 часов сохранил совершенно ту же форму, что и раньше; следовательно, он едва ли мог состоять из живой протоплазмы. Эти железки, повидимому, имеют очень слабую способность к поглощению или совсем лишены ее; она, несомненно, гораздо меньше, чем у предыдущих растений.

Mirabilis longiflora.— Стебли и обе стороны листьев несут липкие волоски. Молодые растения от 12 до 18 дюймов вышиною поймали в моей теплице так много крошечных Diptera, Coleoptera и личинок, что были совершенно усеяны ими. Волоски коротки, неравномерной длины, состоят из одного ряда клеток, заканчивающегося наверху расширенной клеткой, которая выделяет липкое вещество. Эти конечные клетки, или железки, содержат крупинки и, часто, шарики зернистого вещества. Я наблюдал, как внутри одной железки, поймавшей мелкое насекомое, один из таких комочков испытывал непрерывные изменения формы, причем иногда появлялись вакуоли. Но я не думаю, чтобы эта протоплазма образовалась за счет вещества, поглощенного из мертвого насекомого, потому что при сравнении нескольких железок, из которых одни поймали, а другие не поймали насекомых, нельзя было заметить и тени различия между ними, и все они содержали мелкозернистое вещество. Кусочек листа был помещен на 24 часа в раствор углекислого аммония (одна часть на 218 частей воды), но волоски, повидимому, очень мало реагировали на его действие, за исключением разве того, что железки, может быть, стали несколько менее прозрачными. Впрочем, в самом листе зерна хлорофилла близ срезанных поверхностей слились или подверглись агрегации. Железки на другом листе, после 24-часового пребывания в настое сырого мяса, не обнаружили ни малейшей реакции, но протоплазма, выстилающая клетки ножек, сильно отстала от стенок. Может быть, это последнее явление зависело от экзосмоза, так как настой был крепок. Поэтому мы можем заключить, что либо железки этого растения не обладают поглощающей способностью, либо что на протоплазму, которую они содержат, не действуют ни раствор углекислого аммония (а это представляется почти невероятным), ни настой мяса.

Nicotiana tabacum.— Это растение покрыто бесчисленными волосками неравной длины, которые ловят много мелких насекомых. Ножки волосков разделены поперечными перегородками, а выделяющие железки состоят из многих клеток, содержащих зеленоватое вещество с маленькими шариками какого-то другого вещества. Листья были оставлены в настое сырого мяса и в воде на 26 часов, но изменения не произошло. Некоторые из этих самых листьев были затем помещены более чем на 2 часа в раствор углекислого аммония, но действия не обнаружилось. Я сожалею, что не произвел других более тщательных опытов, так как г. Шлезинг показал,* что экземпляры табака, снабжаемые парами углекислого аммония, дают при анализе большее количество азота, чем другие экземпляры, не подвергавшиеся действию этих паров; судя по тому, что мы видели, вероятно, часть паров может поглощаться железистыми волосками.

Краткий обзор наблюдений над железистыми волосками.— Из вышеприведенных наблюдений, как их ни мало, мы видим, что железки двух видов Saxifraga, одного вида Primula и одного вида Pelargonium обладают способностью быстрого поглощения, тогда как железки одного вида Erica, одного вида Mirabilis и одного вида Nicotiana либо не имеют такой способности, либо употребляемые жидкости, именно раствор углекислого аммония и настой сырого мяса, не оказывают действия на содержимое их клеток. Так как железки у Mirabilis содержат протоплазму, которая не подвергалась агрегации от только что названных жидкостей, но в то же время углекислый аммоний оказывал сильное действие на клеточное содержимое в пластинке листа, то мы можем заключить, что бесчисленные насекомые, которых ловит это ра-

* «Comptes rendus», 15 июня 1874 г. Хороший реферат этой работы помещен в «Gardener's Chronicle», 11 июля 1874.

стение, приносят ему не больше пользы, чем те, которые пристают к опадающим и липким чешуйкам листовых почек у конского каштана.

Для нас интереснее всего пример двух видов Saxifraga, так как этот род имеет отдаленное родство с Drosera. Их железки поглощают вещество из настоя сырого мяса, из растворов азотнокислого и углекислого аммония и, повидимому, из разложившихся насекомых. Доказательством этому служила изменившаяся мутнопурпурная окраска протоплазмы внутри клеток железок, а также то, что она находилась в состоянии аггрегации и совершала, повидимому, более быстрые произвольные движения. Процесс аггрегации распространяется из железок вниз по ножкам волосков; мы можем предположить, что всякое поглощенное вещество в конце концов достигает тканей растения. С другой стороны, процесс распространяется вверх по волоскам всякий раз, когда действию раствора углекислого аммония подвергается поверхность среза.

Железки на цветоножках и листьях у *Primula sinensis* быстро поглощают раствор углекислого аммония, а содержащаяся в них протоплазма подвергается аггрегации. В некоторых случаях было замечено, что процесс переходил из железок в верхние клетки ножек. 10-минутное действие паров этой соли также вызвало аггрегацию. При 6—7-часовом пребывании листьев в крепком растворе или при продолжительном действии паров комочки протоплазмы распадались, становились бурыми, зернистыми и, повидимому, отмирали. Настой сырого мяса не оказал на железки никакого действия.

Прозрачное содержимое железок у *Pelargonium zonale* стало туманным и зернистым через 3—5 минут после того, как они были погружены в слабый раствор углекислого аммония; по истечении 1 часа крупинки появились в верхних клетках ножек. Так как подвергшиеся аггрегации комочки медленно изменяли форму и так как они распадались, оставаясь продолжительное время в крепком растворе, то едва ли можно сомневаться, что они состояли из протоплазмы. Сомнительно, оказал ли какое-нибудь действие настой сырого мяса.

Физиологи вообще считали, что железистые волоски обыкновенных растений служат только для секреции и экскреции, но теперь мы знаем, что они обладают способностью, по крайней мере в некоторых случаях, поглощать как раствор, так и пары аммиака. Так как дождевая вода содержит небольшой процент аммиака, а атмосфера — весьма малое количество углекислого аммония, эта способность едва ли может не быть полезной. И эта польза должна быть не так незначительна, как может показаться сначала, ибо средний экземпляр *Primula sinensis* несет громадное число железистых волосков, свыше двух с половиной миллионов,* и все они способны поглощать аммиак, доставляемый им дождем.

* Мой сын Френсис сосчитал волоски на пространстве, измеренном при помощи микрометра, и нашел, что их 35 336 на квадратном дюйме с верхней стороны листа и 30 035 с нижней стороны, то-есть число их на верхней стороне относится к числу на нижней, приблизительно, как 100 к 85. На одном квадратном дюйме с обеих сторон было 65 371 волосок. Далее, было выбрано среднее растение, несшее двенадцать листьев (причем более крупные имели в поперечнике несколько больше двух дюймов), и площадь всех листьев вместе с черешками (цветочные стрелки не были включены) была определена при помощи планиметра: она оказалась равной 39.285 квадратных дюймов; следовательно, площадь обеих сторон равнялась 78.57 квадратных дюймов. Таким образом, на растении (не считая цветочных стрелок) должно было находиться удивительное число железистых волосков—2 568 099. Волоски были сосчитаны поздней осенью, а не следующую весну (в мае) листья некоторых других

Кроме того, вероятно, железки некоторых из названных выше растений получают животное вещество из насекомых, которые иногда увязают в липком выделении.

Заключительные замечания о Droseraceae

Я описал, как мог, шесть известных родов, составляющих это семейство, насколько они имеют отношение к нашей настоящей теме. Все они ловят насекомых. У Drozophyllum, Roridula и Byblis эта ловля производится единственно посредством липкой жидкости, выделяющейся из их железок; у Drosera тем же способом и вместе с тем движениями щупалец; у Dionaea и Aldrovanda посредством закрывания пластинок листа. У этих двух последних родов быстрота движения возмещает недостаток липкого выделения. Во всех случаях движется какая-нибудь часть листа. У Aldrovanda, повидимому, сокращаются только основные части, перемещая вместе с собою широкие тонкие края лопастей. У Dionaea вся лопасть, кроме краевых выростов или зубцов, загибается внутрь, хотя движение сосредоточено главным образом около средней жилки. У Drosera движение происходит преимущественно в нижней части щупалец, которые можно рассматривать гомологически как выросты листа; впрочем, вся пластинка часто загибается внутрь, превращая лист во временный желудок.

Едва ли можно сомневаться, что все растения, принадлежащие к этим шести родам, обладают способностью растворять животное вещество при помощи своего выделения, которое содержит кислоту вместе с ферментом, по природе почти тождественным с пепсином, и что они впоследствии поглощают переваренное таким способом вещество. Это достоверно для Drosera, Drosophyllum и Dionaea, почти достоверно для Aldrovanda и, по аналогии, весьма вероятно для Roridula и Byblis. Таким образом, мы можем понять, почему три первые рода снабжены такими маленькими корнями, [36] а Aldrovanda совсем лишена их; о корнях же двух остальных видов ничего не известно. Без сомнения, удивителен тот факт, что целая группа растений (и, как мы, сейчас увидим, некоторые другие растения, не родственные с Droseraceae) поддерживает существование отчасти при помощи переваривания животного вещества, а отчасти посредством разложения углекислоты, вместо того чтобы пользоваться исключительно последним средством наряду с поглощением вещества из почвы корнями. Впрочем, мы имеем столь же аномальный случай и в животном царстве: корнеголовые ракообразные не питаются, как другие животные, через рот, так как лишены пищеварительного канала; они живут, поглощая посредством корнеобразных отростков соки из животных, на которых паразитируют.*

растений той же партии оказались на одну треть шире и длиннее прежнего; таким образом, число железистых волосков, несомненно, увеличилось, и теперь оно, вероятно, значительно превышало три миллиона.

* Фриц Мюллер, «Facts for Darwin», англ. перевод, 1869, стр. 139 [см. Фр. Мюллер—Э. Геккель, «Основной биогенетический закон», М.—Л., 1940, стр. 136]. Корнеголовые ракообразные родственны усоногим. Едва ли возможно представить себе различие больше того, которое существует между животным обладающим хватательными органами, хорошо устроенным ртом и пищеварительным каналом, и животным, лишенным всех этих органов и питающимся посредством поглощения через разветвленные корнеобразные отростки. Если бы одно редкое усоногое, *Anela ma squalicola*, вымерло, то было бы очень трудно догадаться, каким образом могло

Из этих шести родов Drosera, несомненно, более всех преуспела в борьбе за существование; успех ее в значительной степени может быть приписан ее способу ловли насекомых. Этот род является господствующим, так как предполагают, что он обнимает около 100 видов,* которые распространены в Старом Свете от полярных стран до южной Индии, Мыса Доброй Надежды, Мадагаскара и Австралии, а в Новом Свете от Канады до Огненной Земли. В этом отношении Drosera представляет резкую противоположность пяти остальным родам, которые, повидимому, являются исчезающими группами. Dionaea представлена только одним видом, который ограничен одной местностью в Каролине. Три разновидности или очень близких вида Aldrovanda, подобно многим водным растениям, широко распространены от средней Европы до Бенгалии и Австралии. Drosophyllum представлен только одним видом, который ограничен Португалией и Марокко. Roridula и Byblis имеют по два вида (как я слышал от проф. Оливера); первая ограничена западными частями Мыса Доброй Надежды, а последняя — Австралией. Странно, что Dionaea, которая является одним из наиболее хорошо приспособленных растений, повидимому, находится на пути к вымиранию. Это тем более странно, что у Dionaea органы дифференцированы лучше, чем у Drosera; волоски ее служат исключительно органами осязания, лопасти — для ловли насекомых, а железки, при раздражении, — для выделения и поглощения, тогда как у Drosera железки служат для всех этих целей и выделяют, не будучи раздражены.

Сравнивая строение листьев, степень их сложности и их рудиментарные части у шести родов, мы склоняемся к заключению, что их общий предок соединял признаки Drosophyllum, Roridula и Byblis. Листья у этой древней формы были почти наверное линейные, может быть, раздельные, и несли на верхних и на нижних сторонах железки, которые обладали выделительной и поглотительной способностью. Некоторые из этих железок были приподняты на ножках, другие были почти сидячие; последние давали выделение только при раздражении поглощенным азотистым веществом. У Byblis железки состоят из одного слоя клеток и поддерживаются одноклеточной ножкой; у Roridula они имеют более сложное строение, и их поддерживают ножки, состоящие из нескольких рядов клеток; у Drosophyllum они, кроме того, содержат клетки со спиральными утолщениями, а ножки заключают в себе пучок спиральных сосудов. Но у названных трех родов эти органы не обладают способностью к движению, и нет причины сомневаться в том, что они имеют характер волосков, или трихом. Хотя в бесчисленных случаях листовые органы движутся при раздражении, неизвестно ни одного примера, чтобы такою способностью обладала трихома. Таким образом, мы подходим к вопросу, каким путем так называемые щупальца у Drosera, которые, очевидно, имеют одинаковую природу с железистыми во-

постепенно произойти такое громадное изменение. Но, по замечанию Фрица Мюллера, в Anelasma мы имеем животное как раз почти в промежуточном состоянии, ибо у него есть похожие на корни отростки, внедренные в кожу акулы, на которой оно паразитирует, а его хватательные усики и рот (как описано в моей монографии о Lepadidae, «Ray Soc.». 1851, стр. 169) находятся в крайне слабом, почти зачаточном состоянии. Д-р Р. Коссман дает очень интересное рассуждение об этом предмете в своих «Suctoria and Lepadidae», 1873. См. также «Der Ursprung der Wirbeltiere» д-ра Дорна, 1875, стр. 77.

* Bentham and Hooker, «Genera Plantarum». Австралия является метрополией этого рода; для этой части света был описан сорок один вид, как мне сообщает проф. Оливер.

лосками вышеуказанных трех родов, могли приобрести способность к движению.* Многие ботаники утверждают, что эти щупальца состоят из выростов листа, потому что содержат сосудистую ткань, но эту особенность нельзя более считать надежным отличительным признаком.** Способность к движению при раздражении была бы более достоверным доказательством. Но если принять в соображение огромное число щупалец на обеих сторонах листьев у Drosophyllum и на верхней стороне листьев у Drosera, то представляется почти невозможным, чтобы каждое щупальце первоначально существовало как продолжение листа. Roridula, может быть, показывает нам, как мы можем примирить эти затруднения по отношению к гомологической природе щупалец. Боковые части листьев у этого растения оканчиваются длинными щупальцами; последние же содержат спиральные сосуды, которые проходят по ним лишь короткое расстояние без ясной границы между тем, что, очевидно, является продолжением листа, и ножкой железистого волоска. Поэтому не было бы ничего аномального или необычного, если бы основные части этих щупалец, соответствующих краевым щупальцам у Drosera, приобрели способность к движению; а мы знаем, что у Drosera изгибается только нижняя часть их. Но чтобы понять, каким образом у этого последнего рода не только краевые, но и все внутренние щупальца сделались способными к движению, мы должны далее предположить одно из двух; либо, согласно принципу соотносительного развития, эта способность была перенесена на основные части волосков, либо же поверхность листа дала выросты вверх в многочисленных точках так, что, находясь в соединении с волосками, она таким образом служит основанием внутренних щупалец.

Три вышеуказанных рода, именно Drosophyllum, Roridula и Byblis, повидимому, сохранившие первичную организацию, еще несут железистые волоски с обеих сторон листьев; но у более высоко развитых родов волоски на нижней стороне с тех пор исчезли, за исключением одного вида — *Drosera binata*. Мелкие сидячие железки также исчезли у некоторых родов и заменены у Roridula волосками, а у большинства видов Drosera поглощающими сосочками. *Drosera binata* со своими линейными и раздваивающимися листьями находится в промежуточном состоянии. Она еще несет несколько сидячих железок на обеих сторонах листьев, а на нижней стороне небольшое число неправильно размещенных щупалец, которые не способны к движению. Дальнейшее небольшое изменение превратило бы линейные листья этого последнего вида в продолговатые листья *Drosera anglica*, которые легко могли бы перейти в округленные листья с черешками, подобные листьям *Drosera rotundifolia*. Черешки этого последнего вида несут многоклеточные волоски, которые, как мы имеем веские основания предполагать, представляют собою недоразвитые щупальца.

Форма, бывшая общим предком Dionaea и Aldrovanda, повидимому, была близко родственна с Drosera и имела округленные листья, сидевшие на отдельных черешках и снабженные щупальцами по всей окружности, причем на верхней стороне находились другие щупальца и сидячие железки. Я думаю так потому, что краевые зубцы у Dionaea,

* Sachs. «Traité de Botanique». 3 édit., 1874, p. 1026.

** Dr. Warming. «Sur la difference entre les trichomes». Copenhague. 1873, p.6. «Extrait des Videnskabelige Meddelelser de la Soc. d'Hist. nat. Copenhague». № 10—12. 1872.

повидимому, представляют собою самые крайние щупальца Drosera, а шесть (иногда восемь) чувствительных волосков верхней стороны и более многочисленные волоски у Aldrovanda соответствуют центральным щупальцам Drosera с неразвившимися железками, но с сохранившейся чувствительностью. При этом мы не должны упускать из виду, что верхушки щупалец у Drosera, под самыми железками, чувствительны.

Три наиболее замечательные особенности, которыми обладают различные члены семейства Droseraceae, состоят в том, что листья у некоторых из них наделены способностью двигаться при раздражении, что их железки выделяют жидкость, переваривающую животное вещество, и в том, что они поглощают переваренное вещество. Нельзя ли несколько осветить этапы, которыми шло постепенное приобретение этих замечательных свойств?

Чтобы железки могли выделять, клеточные стенки по необходимости должны быть проницаемы для жидкостей; поэтому неудивительно, что они допускают свободное поступление жидкостей внутрь; а это поступление внутрь могло бы быть названо актом поглощения, при условии соединения жидкости с содержимым железок. Судя по вышеприведенным доказательствам, выделительные железки многих других растений могут поглощать аммиачные соли, малые количества которых они должны получать из дождя. Это происходит у двух видов Saxifraga; железки одного из них, повидимому, поглощают вещество из пойманных насекомых и несомненно поглощают его из настоя сырого мяса. Итак, нет ничего аномального в том, что Droseraceae приобрели поглотительную способность в гораздо более высоко развитой степени.

Неизмеримо замечательнее вопрос о том, каким образом члены этого семейства, а также Pinguicula, и, как недавно показал д-р Гукер, Nepenthes, могли приобрести способность выделять жидкость, которая растворяет или переваривает животное вещество. Шесть родов Droseraceae, вероятно, унаследовали эту способность от общего предка, но это неприложимо к Pinguicula или Nepenthes, так как эти растения вовсе не близки к Droseraceae. Однако затруднение далеко не так велико, как кажется сначала. Во-первых, у многих растений соки содержат кислоту, а, повидимому, всякая кислота годится для пищеварения. Во-вторых, как заметил д-р Гукер по поводу этого вопроса в своем докладе в Бельфасте (1874) и как неоднократно подчеркивает Сакс,* зародыши некоторых растений выделяют жидкость, которая растворяет белковые вещества эндосперма, хотя эндосперм в сущности не соединен с зародышем, а только соприкасается с ним. Кроме того, все растения обладают способностью растворять белковые или протеиновые вещества, каковы протоплазма, хлорофилл, клейковина, алейроновые зерна, и переносят их из одной части своих тканей в другие. Это должно происходить при помощи растворителя, вероятно, состоящего из фермента вместе с кислотою.** Что же касается растений,

* «Traité de Botanique», 3 édit., 1874, p. 844. По поводу следующих фактов см. также стр. 64, 76, 828, 831.

** После того как эта фраза была написана, я получил статью Горуп-Безанеца («Berichte der Deutschen Chem. Gesellsch.», Berlin, 1874, S. 1478), который, при содействии д-ра Вилля, действительно открыл, что семена вики содержат фермент, который, будучи извлечен глицерином, растворяет белковые вещества, например фибрин, и превращает их в настоящие пептоны.

которые способны поглощать растворимое вещество из пойманных насекомых, хотя не способны к настоящему пищеварению, то только что упомянутый растворитель, который, вероятно, иногда находится в железках, должен просачиваться из них вместе с липким выделением, поскольку эндосмоз сопровождается экзосмозом. А если такое просачивание когда-нибудь происходило, то растворитель действовал на животное вещество, содержащееся внутри пойманных насекомых, и это было настоящим пищеварением. Так как нельзя сомневаться, что этот процесс был бы в высшей степени полезен для растений, растущих на очень скудной почве, то он должен был совершенствоваться посредством естественного отбора. Поэтому всякое обыкновенное растение, имеющее липкие железки, которые случайно ловят насекомых, могло бы таким путем при благоприятных обстоятельствах превратиться в вид, способный к настоящему пищеварению. Следовательно, вопрос, каким образом несколько родов растений, вовсе не близких между собою, независимо приобрели одну и ту же способность, перестает быть большой тайной.

Так как существуют различные растения, железки которых не могут, насколько известно, переваривать животное вещество, но могут поглощать аммиачные соли и животные жидкости, то вероятно, эта последняя способность составляет первый шаг к развитию настоящей переваривающей способности. Впрочем, при известных условиях могло бы случиться, что растение, приобретя способность к пищеварению, выродилось затем в растение, способное только поглощать животное вещество, находящееся в растворе или в состоянии разложения, или конечные продукты разложения, именно — аммиачные соли. Повидимому, это действительно и произошло частично с листьями Aldrovanda, внешние части которых обладают поглощающими органами, но не имеют железок, приспособленных к выделению какой-нибудь переваривающей жидкости; последние сосредоточены на внутренних частях.

Не много света может быть пролито на постепенное развитие третьего замечательного свойства, которым обладают более высоко развитые роды Droseraceae, именно способности к движению при раздражении. Не следует, однако, упускать из виду, что листья и их гомологи, а также цветоножки приобрели эту способность в бесчисленных случаях помимо наследования от какого-нибудь общего предка. Например, мы видим это у растений с усиками и лазящих при помощи листьев (т. е. в тех случаях, когда листья, черешки, цветоножки и т. д. изменены для обхватывания), принадлежащих к большому числу самых разнообразных отрядов; у листьев тех многочисленных растений, которые засыпают ночью и двигаются при сотрясении; у раздражимых тычинок и пестиков значительного числа видов. Это позволяет нам сделать вывод, что способность к движению может быть легко приобретена каким-то путем. Такие движения предполагают раздражимость или чувствительность, но, по замечанию Кона,* ткани растений, одаренных этой способностью, не отличаются какою-нибудь общей особенностью от тканей обыкновенных растений; поэтому вероятно, что все листья в легкой степени раздра-

* См. извлечение из его труда о сокращающихся тканях растений в «Annals and Mag. of Nat. Hist.», 3-я серия, т. XI, стр. 188.

жимы. Даже если насекомое садится на лист, легкое молекулярное изменение, вероятно, передается на некоторое расстояние по его ткани, с тем только различием, что не происходит заметного действия. У нас имеются некоторые данные в пользу этого предположения, так как мы знаем, что однократное прикосновение к железкам Drosera не вызывает пригибания; однако оно должно оказывать некоторое действие, потому что если погрузить железки в раствор камфоры, то загибание от последующего прикосновения наступает раньше, чем оно наступило бы от действия одной камфоры. То же самое бывает у Dionaea: можно грубо трогать пластинки при их обычном состоянии, не вызывая их замыкания, но какое-то действие, несомненно, при этом вызывается и передается через весь лист, потому что если железки недавно поглотили животное вещество, то даже осторожное прикосновение заставляет лист мгновенно закрыться. В общем мы можем заключить, что приобретение высокой чувствительности и способности к движению некоторыми родами Droseraceae представляет не больше трудности, чем приобретение подобных же, но более слабых способностей у множества других растений.

Специализированный характер чувствительности, которою обладают Drosera, Dionaea и некоторые другие растения, заслуживает большого внимания. Железку Drosera можно сильно ударить один, два и даже три раза без малейшего эффекта, тогда как продолжительное давление крайне малой частицы вызывает движение. С другой стороны, частицу, во много раз более тяжелую, можно осторожно положить на один из волосков Dionaea, не вызывая никакой реакции; но если к нему прикоснуться только однажды, медленно двигая тонкий волос, то лопасти закрываются; это различие в характере чувствительности обоих растений представляет явное приспособление к их способу ловли насекомых. Таким же приспособлением следует считать и то явление, что при поглощении азотистого вещества центральные железки Drosera сообщают двигательный импульс внешним щупальцам гораздо быстрее, чем при механическом раздражении; напротив, у Dionaea поглощение азотистого вещества заставляет лопасти прижиматься друг к другу с чрезвычайной медленностью, тогда как прикосновение вызывает быстрое движение. Как я показал в другой работе, отчасти аналогичные явления можно наблюдать на усиках различных растений: одни из них раздражаются более всего от соприкосновения с тонкими волокнами, другие — от соприкосновения со щетинками, третьи — с плоской или изборожденной поверхностью. Чувствительные органы у Drosera и Dionaea также специализировались, чтобы не реагировать без пользы на действие веса или на удары дождевых капель, или на порывы ветра. Это можно объяснить предположением, что названные растения и их предки привыкли к повторному действию дождя и ветра, которое уже не вызывает молекулярного изменения; в то же время посредством естественного отбора растения сделались чувствительнее к более редким ударам или давлению твердых тел. Хотя поглощение железками Drosera различных жидкостей вызывает движение, однако существует большое различие в действии близких между собою жидкостей, например некоторых растительных кислот, лимоннокислого и фосфорнокислого аммония. Специализированный характер и совершенство чувствительности у этих двух растений тем более удивительны, что никто не предполагает, чтобы они обладали нервами: при испытании Drosera различными веществами,

сильно действующими на нервную систему животных, не обнаруживается, чтобы эти растения содержали в рассеянном состоянии какое-либо вещество, аналогичное нервной ткани.

Хотя клетки у Drosera и у Dionaea совершенно так же чувствительны к некоторым раздражающим веществам, как ткани, окружающие окончания нервов у высших животных, однако эти растения уступают даже низко организованным животным в том отношении, что реагируют на действие только тех раздражающих средств, которые соприкасаются с их чувствительными частями. Впрочем, на эти растения, вероятно, оказала бы действие лучистая теплота, так как теплая вода вызывает энергичное движение. Если железка у Drosera или один из волосков у Dionaea раздражены, то двигательный импульс расходится лучеобразно во всех направлениях, а не направлен, как у животных, к каким-нибудь особым точкам или органам. Это происходит у Drosera даже тогда, когда какое-нибудь раздражающее вещество бывает помещено в двух точках пластинки и когда все окружающие щупальца с удивительной точностью пригибаются к этим двум точкам. Хотя скорость, с которой передается двигательный импульс у Dionaea, велика, она гораздо меньше, чем у большинства или у всех животных. Этот факт, а также то, что двигательный импульс не бывает специально направлен к определенным точкам, без сомнения, зависит от отсутствия нервов. Тем не менее мы, может быть, можем видеть прообраз развития нервов у животных в том, что передача двигательного импульса на ограниченном пространстве внутри щупалец Drosera происходит гораздо скорее, чем в другом месте, и несколько быстрее в продольном, чем в поперечном направлении по пластинке. Эти растения еще яснее обнаруживают свое несовершенство, сравнительно с животными, отсутствием какого бы то ни было рефлекторного действия, с тем исключением, что железки Drosera, получив раздражение от точки, находящейся на некотором расстоянии, посылают обратно некоторый импульс, который заставляет клеточное содержимое подвергаться аггрегации до самых оснований щупалец. Но наибольшее из всех несовершенств состоит в отсутствии центрального органа, способного получать впечатления ото всех точек, передавать их действие в любом определенном направлении, накоплять и воспроизводить их.[37]

ГЛАВА XVI

PINGUICULA

Pinguicula vulgaris. — Строение листьев. — Число попадающихся насекомых и других объектов.— Движение краев листьев.— Польза этого движения. — Выделение, пищеварение и поглощение. — Действие выделения на различные животные и растительные вещества.— Действие на железки тел, не содержащих растворимого азотистого вещества.— *Pinguicula grandiflora.*— *Pinguicula lusitanica*, ловля насекомых.— Движение листьев. выделение и пищеварение.

Pinguicula vulgaris. — Это растение встречается в сырых местах, обыкновенно на горах. Оно несет в среднем восемь довольно толстых, продолговатых, светлозеленых листьев, почти не имеющих черешка. Полный размер листа — около 1,5 дюйма в длину и $^3/_4$ дюйма в ширину. Молодые центральные листья глубоко вогнуты и торчат вверх; более старые наружные — плоски или выпуклы и лежат на самой земле, образуя розетку от 3 до 4 дюймов в поперечнике. Края листьев загнуты внутрь. Их верхние стороны густо покрыты железистыми волосками двоякого рода, различными по величине железок и по длине их ножек. Более крупные железки имеют округленный контур, если смотреть сверху, и не особенно толсты; они разделены расходящимися лучеобразно перегородками на шестнадцать клеток, содержащих светлозеленую однородную жидкость. Их поддерживают вытянутые одноклеточные ножки (содержащие ядро с ядрышком), опирающиеся на маленькие возвышения. Мелкие железки отличаются только тем, что состоят приблизительно из половинного числа клеток, содержащих гораздо более бледную жидкость, и их поддерживают ножки гораздо более короткие. Близ средней жилки, около основания листа, ножки многоклеточны, длиннее, чем в других местах, и несут более мелкие железки. Все железки выделяют бесцветную жидкость, которая так вязка, что я видел тонкую нить, вытянувшуюся на 18 дюймов; но в этом случае жидкость была выделена железкой, испытавшей раздражение. Край листа прозрачен и не имеет железок; в этом месте спиральные сосуды, выходящие из средней жилки, оканчиваются клетками, которые отличаются спиральной линией на оболочке и несколько похожи на клетки, находящиеся внутри железок у Drosera.

Корни коротки. Три растения были вырыты в северном Уэльсе 20 июня и тщательно отмыты; у каждого из них было пять-шесть неразветвленных корней, из которых самый длинный имел только 1,2 дюйма. Два довольно молодых растения были осмотрены 28 сентября; у них было больше корней, а именно восемь и восемнадцать, все они были короче дюйма и очень слабо ветвились.

Меня побудило к исследованию образа жизни этого растения сообщение м-ра Маршалла, что в горах Кемберленда к листьям прилипает много насекомых.

Один мой знакомый прислал мне 23 июня из Северного Уэльса тридцать девять листьев, которые были выбраны потому, что к ним прилипли различные объекты. Из этих листьев тридцать два поймали 142 насекомых, или в среднем 4,4 на лист, не считая крошечных обломков насекомых. Кроме насекомых, к девятнадцати листьям прилипли мелкие листья, принадлежавшие четырем разнородным растениям, причем чаще всего попадались листья *Erica tetralix*, и три крошечных проросших семени, занесенные ветром. Один лист поймал целых десять листьев Erica. Семена или плоды, большей частью осоки (Carex) и один ситника (Juncus), а также клочки мха и другого сора, тоже прилипли к шести листьям из тридцати девяти. Тот же мой знакомый 27 июня собрал девять растений, несших семьдесят четыре листа, и все они, за исключением трех молодых листьев, поймали насекомых; на одном листе насчитывалось тридцать насекомых, на другом — восемнадцать, на третьем — шестнадцать. Другой мой знакомый осмотрел 22 августа несколько растений в Донеголе, в Ирландии, и нашел насекомых на 70 листьях из 157; пятнадцать из этих листьев были присланы мне; они поймали в среднем по 2,4 насекомых. К девяти из них пристали листья (преимущественно *Erica tetralix*); но они были намеренно выбраны по этой именно причине. Могу прибавить, что в начале августа мой сын нашел листья этой же самой Erica и плоды Carex на листьях одной Pinguicula в Швейцарии, вероятно, *Pinguicula alpina*; несколько насекомых, но не много, тоже прилипло к листьям этого растения, у которого корни были развиты гораздо лучше, чем у *Pinguicula vulgaris*. В Кемберленде м-р Маршалл 3 сентября тщательно осмотрел для меня десять растений, имевших восемьдесят листьев; на шестидесяти трех из них (т. е. у 79%) он нашел 143 насекомых; таким образом, на каждый лист приходилось в среднем 2,27 насекомых. Немного спустя он прислал мне несколько растений, у которых шестнадцать семян или плодов прилипло к четырнадцати листьям. На каждые три листа одного и того же растения приходилось по семени. Эти шестнадцать семян принадлежали к девяти различным родам, которые нельзя было определить, кроме одного семени Ranunculus и нескольких других, принадлежавших к трем-четырем различным видам Carex. Повидимому, в позднее время года попадается меньше насекомых, чем в раннее; так, в Кемберленде в половине июля было замечено на нескольких листьях от двадцати до двадцати четырех насекомых, тогда как в начале сентября их было средним числом только 2,27. Бо́льшая часть насекомых во всех предыдущих случаях относилась к двукрылым, но было много крошечных перепончатокрылых, в том числе несколько муравьев; было также небольшое число мелких жесткокрылых, личинки, пауки и даже мелкие ночные бабочки.

Итак, мы видим, что липкие листья ловят много насекомых и других предметов; но заключать из этого факта, что это поведение полезно для растения, мы имеем так же мало права, как и в вышеприведенном случае Mirabilis или конского каштана. Но мы сейчас увидим, что мертвые насекомые и другие азотистые тела заставляют железки усиленно выделять, что выделение тогда становится кислым и обладает свойством переваривать животные вещества, как, например, белок, фибрин и т. д. Кроме того, растворенное азотистое вещество поглощается железками; это доказывается тем, что их прозрачное содержимое подвергается аггрегации, образуя медленно движущиеся

зернистые массы протоплазмы. Те же результаты наблюдаются при поимке насекомых естественным путем, а так как растение живет на скудной почве и имеет маленькие корни, то нельзя сомневаться в том, что оно извлекает пользу из своей способности переваривать и поглощать вещество из добычи, которую оно обыкновенно ловит в таком большом количестве. Впрочем, будет удобнее сначала описать движение листьев.

Движение листьев.— Никто даже не подозревал, что такие толстые, крупные листья, как у *Pinguicula vulgaris*, обладают свойством закручиваться внутрь при раздражении. Для опыта необходимо выбирать листья, железки которых дают выделение в изобилии и которые не успели поймать много насекомых, так как у старых листьев, по крайней мере у растущих в природных условиях, края уже настолько завернуты внутрь, что они обнаруживают мало способности к движению или движутся очень медленно. Я сначала приведу подробно наиболее важные из произведенных опытов, а затем сделаю некоторые заключительные замечания.

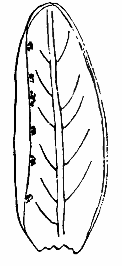


Рис. 15. *Pinguicula vulgaris*

Схематическое изображение листа, левый край которого загнулся над рядом мелких мух.

Опыт 1. — Я выбрал молодой, стоявший почти вертикально лист, у которого оба края по бокам были одинаково и очень слабо загнуты. Вдоль одного края был помещен ряд мелких мух. При осмотре на следующий день, через 15 часов, этот край, но не другой, оказался загнутым внутрь, как край человеческого уха, на участке шириною в $^1/_{10}$ дюйма, так что он отчасти прикрыл собою ряд мух (рис. 15). Железки, на которых лежали мухи, а также железки на завернувшемся краю, пришедшие в соприкосновение с мухами, давали обильное выделение.

Опыт 2.— Ряд мух был помещен на край довольно старого листа, плоско лежавшего на земле; на этот раз край, спустя тот же срок, что и раньше, именно 15 часов, только начал закручиваться внутрь; но излилось столько выделения, что кончик листа, имеющий форму ложки, был наполнен им.

Опыт 3.— Я поместил кусочки большой мухи у самой верхушки сильного листа, а также вдоль одного края до середины его. Через 4 часа 20 минут был заметен несомненный изгиб, который немного увеличился в продолжение дня, но на следующее утро находился в том же состоянии. Возле верхушки оба края завернулись внутрь. Я ни разу не видал, чтобы сама верхушка сколько-нибудь загибалась к основанию листа. Через 48 часов (всегда считая с того времени, когда мухи были помещены на лист) края всюду начали развертываться.

Опыт 4.— Большой кусочек мухи был положен на лист по средней линии, немного ниже верхушки. Оба боковые края заметно загнулись через 3 часа, а через 4 часа 20 минут они загнулись до такой степени, что кусочек был обхвачен обоими краями. Через 24 часа оба завернутые края близ верхушки (так как в нижней части листа не обнаружилось никакого действия) были измерены, и расстояние между ними оказалось 0,11 дюйма (2,795 мм). Затем муха была снята, и на лист была направлена струя воды, чтобы обмыть поверхность; через 24 часа между краями было 0,25 дюйма (6,349 мм), так что они в значительной степени развернулись. Спустя еще 24 часа они развернулись вполне. Тогда я положил другую муху на то же самое место, чтобы посмотреть, придет ли опять в движение этот лист, на котором первая муха пролежала 24 часа; через 10 часов наблюдались следы загибания,

но оно не усилилось в течение следующих 24 часов. Кусочек мяса был также положен на край листа, который за четыре дня до того сильно загнулся над кусочком мухи и затем расправился; но мясо не вызвало даже признаков завертывания. Напротив, край несколько отогнулся, как бы поврежденный, и оставался в таком положении три следующих дня, пока я наблюдал за ним.

Опыт 5.— Большой кусочек мухи был положен на половине расстояния между верхушкой и основанием листа и на половине расстояния между средней жилкой и одним краем. Этот край, на небольшом пространстве против мухи, обнаружил признаки завертывания через 3 часа, а через 7 часов оно было ясно выражено. Через 24 часа завернутый край находился всего в 0,16 дюйма (4,064 мм) от средней жилки. В это время край начал развертываться, хотя муха оставалась на листе, так что к следующему утру (т. е. через 48 часов после того, как была положена муха) завернувшийся край почти вполне возвратился к своему первоначальному положению и находился в это время на расстоянии 0,3 дюйма (7,62 мм), вместо 0,16 дюйма, от средней жилки. Впрочем, еще были видны следы изгиба.

Опыт 6.— Я выбрал молодой вогнутый лист, края которого были слегка завернуты от природы. Два довольно крупных, продолговатых, прямоугольных кусочка жареного мяса были положены так, что их концы прикасались к завернутому краю, на расстоянии 0,46 дюйма (11,68 мм) один от другого. Через 24 часа край был сильно и равномерно загнут (см. рис. 16) на всем этом расстоянии и на 0,12 или 0,13 дюйма (3,048 или 3,302 мм) выше и ниже обоих кусочков; таким образом, между двумя кусочками, вследствие их совместного действия, край завернулся на большем протяжении, чем в обе стороны от них. Кусочки мяса оказались слишком велики для того, чтобы край обхватил их, но они были приподняты, один из них настолько, что стал почти вертикально. Через 48 часов край почти развернулся, а кусочки опустились. При новом осмотре через два дня край совершенно расправился, за исключением от природы завернутой кромки; один из кусочков мяса, конец которого сначала прикасался к краю, находился теперь на расстоянии 0,067 дюйма (1,70 мм) от него; таким образом, этот кусочек был передвинут на указанное расстояние по пластинке листа.

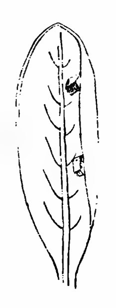


Рис. 16. *Pinguicula vulgaris*

Схематическое изображение листа, правый край которого загнулся к двум кубикам мяса.

Опыт 7.— Кусочек мяса был положен как раз возле завернутого края довольно молодого листа; когда лист расправился, кусочек оказался лежащим в 0,11 дюйма (2,795 мм) от края. Расстояние от края до средней жилки у вполне расправившегося листа равнялось 0,35 дюйма (8,89 мм); таким образом, кусочек был сдвинут внутрь и поперек листа почти на третью часть половины его поперечника.

Опыт 8.— Кубики губки, вымоченные в крепком настое сырого мяса, были положены так, что плотно прикасались к завернутым краям двух листьев, одного— постарше, другого—помоложе. Расстояние между краями и средней жилкой было тщательно измерено. Через 1 час 17 минут, повидимому, наступили признаки загибания. Через 2 часа 17 минут оба листа заметно загнулись; расстояние между краями и средними жилками теперь составляло лишь половину первоначального. Загибание слегка усилилось в течение дальнейших 4,5 часов, но в следующие 17 часов 30 минут оставалось приблизительно таким же. Через 35 часов с того времени, когда губки были положены на листья, края немного развернулись,— в большей степени у того листа, который был помоложе. Более старый вполне развернулся только на третий день, и теперь оба кусочка губки очутились на расстоянии 0,1 дюйма (2,54 мм) от краев, или приблизительно на четверти расстояния между краем и

средней жилкой. Третий кусочек губки прилип к краю, который при развертывании передвинул его назад в первоначальное положение.

Опыт 9.— Ряд волокон жареного мяса, толщиною в щетинку, смоченных слюною, был помещен вдоль одной стороны по всей ее длине, как раз возле узкого, естественным образом загнутого листового края. Через 3 часа эта сторона сильно вагнулась по всей своей длине, а через 8 часов образовала цилиндр, около $^1/_{20}$ дюйма (1,27 мм) в диаметре, совершенно скрыв мясо. Этот цилиндр оставался сомкнутым 32 часа, но через 48 часов наполовину развернулся, а через 72 часа был открыт в такой же степени, как противоположный край, где не лежало мяса. Так как тонкие мясные волокна были совершенно прикрыты краем, они нисколько не передвинулись внутрь, поперек пластинки.

Опыт 10.— Шесть капустных семян, вымоченных в воде в продолжение ночи, были помещены в ряд как раз возле узкого завернутого края листа. Впоследствии мы увидим, что эти семена доставляют железкам растворимое вещество. Через 2 часа 25 минут край заметно загнулся; через 4 часа он простирался над семенами приблизительно до половины их ширины, а через 7 часов — до трех четвертей их ширины, образовав цилиндр, не вполне сомкнутый с внутренней стороны. Через 24 часа загибание не увеличилось, а вскоре уменьшилось. Железки, пришедшие в соприкосновение с верхними поверхностями семян, в это время давали обильное выделение. Через 36 часов с того момента, когда семена были положены на лист, край развернулся в значительной степени, а через 48 часов — вполне. Так как завернутый край более не удерживал семян и так как выделение начинало убывать, они скатились на некоторое расстояние вниз по краевому желобку.

Опыт 11.— Кусочки стекла были положены на края двух отличных молодых листьев. Через 2 часа 30 минут край одного листа, несомненно, слегка загнулся; но загибание не усилилось и исчезло через 16 часов 30 минут, считая с того времени, когда были положены кусочки. У второго листа признаки изгиба появились через 2 часа 15 минут; изгиб сделался несомненным через 4 часа 30 минут; через 7 часов он был выражен еще резче, но через 19 часов 30 минут явственно уменьшился. Если кусочки и увеличили количество выделения, то в слабой и сомнительной степени; в двух других опытах нельзя было заметить никакой прибыли выделения. Кусочки древесного угля, будучи положены на лист, не оказали действия или вследствие своей легкости, или вследствие того, что лист был недеятелен.

Опыт 12.— Теперь мы обратимся к жидкостям. Ряд капель крепкого настоя сырого мяса был помещен вдоль краев двух листьев; квадратные кусочки губки, напитанные тем же раствором, были положены на противоположные края. Цель состояла в том, чтобы определить, будет ли жидкость действовать так же энергично, как твердый предмет, доставляющий железкам то же самое растворимое вещество. Явственного различия нельзя было заметить; в степени загибания его, несомненно, не было различия, но изгиб вокруг кусочков губки сохранялся несколько долее, чего и следовало ожидать, так как губка оставалась влажной и доставляла азотистое вещество еще некоторое время. Края с каплями заметно загнулись через 2 часа 17 минут. После того загибание несколько усилилось, но через 24 часа значительно уменьшилось.

Опыт 13.— Капли того же крепкого настоя сырого мяса были помещены вдоль средней жилки молодого и довольно глубоко вогнутого листа. В самой широкой части листа расстояние между краями, загнутыми от природы, равнялось 0,55 дюйма (13,97 мм). Через 3 часа 27 минут это расстояние едва заметно уменьшилось, а через 6 часов 27 минут составляло ровно 0,45 дюйма (11,43 мм) и, следовательно, уменьшилось на 0,1 дюйма (2,54 мм). Спустя только 10 часов 37 минут край начал выпрямляться, так как расстояние от одного края до другого едва заметно увели-

чилось, а через 24 часа 20 минут было так же велико, как тогда, когда капли были положены на лист, или отличалось от первоначального на толщину волоса. Из этого опыта мы узнаем, что двигательный импульс может передаваться на расстояние 0,22 дюйма (5,590 мм) в поперечном направлении от средней жилки к обоим краям; но будет вернее принять 0,2 дюйма (5,08 мм), так как капли расплываются несколько далее средней жилки. Вызванное таким путем загибание продолжалось необычно короткое время.

Опыт 14.— Три капли раствора одной части углекислого аммония в 218 частях воды (2 грана на 1 унцию) были помещены на край одного листа. Они вызвали столько выделения, что через 1 час 22 минуты все три капли слились, но, хотя я следил за листом 24 часа, не наступило и следов загибания. Мы знаем, что довольно крепкий раствор этой соли, хотя и не повреждает листьев Drosera, но парализует их способность к движению, и я не сомневаюсь, судя по следующему примеру, что это относится и к Pinguicula.

Опыт 15.— Ряд капель раствора одной части углекислого аммония на 875 частей воды (1 гран на 2 унции) был помещен на край одного листа. Через 1 час, повидимому, произошло слабое загибание; через 3 часа 30 минут оно было ясно выражено. Через 24 часа край почти вполне расправился.

Опыт 16.— Я поместил ряд крупных капель раствора одной части фосфорнокислого аммония на 4375 частей воды (1 гран на 10 унций) вдоль края одного листа. Действия не обнаружилось; через 8 часов были прибавлены свежие капли вдоль того же края, но они не вызвали ни малейшей реакции. Мы знаем, что раствор такой крепости очень сильно действует на Drosera, и весьма возможно, что раствор был слишком крепок. Я сожалею, что не испробовал более слабого раствора.

Опыт 17.— Так как давление кусочков стекла вызывает загибание, я несколько минут царапал края двух листьев тупой иглой, но действия не последовало. Я также тер в течение 10 минут поверхность листа под каплей крепкого настоя сырого мяса концом щетинки, в подражание барахтанию пойманного насекомого; но эта часть края загнулась не ранее, чем другие части, где капли настоя лежали спокойно.

Из вышеприведенных опытов мы узнаем, что края листьев закручиваются внутрь, будучи раздражены простым давлением предметов, не дающих растворимого вещества, предметами, дающими такое вещ ство, и некоторыми жидкостями,— именно, настоем сырого мяса и слабым раствором углекислого аммония. Более крепкий раствор этой соли (два грана на унцию воды), хотя и вызывает обильное выделение, но парализует лист. Капли воды и раствора сахара или гумми не вызывали движения. При царапании поверхности листа в продолжение нескольких минут действия не последовало. Итак, насколько нам теперь известно, только две причины вызывают движение, а именно — слабое продолжительное давление и поглощение азотистого вещества. Загибаются только края листа, верхушка же никогда не пригибается к основанию. Ножки железистых волосков не обладают способностью к движению. Я наблюдал несколько случаев, когда поверхность листа становилась слегка вогнутой в том месте, где долго пролежали кусочки мяса или крупные мухи, но это могло зависеть от повреждения, вызванного чрезмерным возбуждением.

Кратчайший срок, по истечении которого я наблюдал ясно выраженное движение, равнялся 2 часам 17 минутам; это было, когда я помещал на листья азотистые вещества или жидкости; но я полагаю, что в некоторых случаях следы загибания можно было обнаружить через 1 час 30 минут. От давления кусочков стекла движение наступает почти также скоро, как от поглощения азотистого вещества, но степень

изгиба бывает при этом гораздо меньше. После того как лист хорошо загнется и снова расправится, он не скоро реагирует на новое раздражение. Край листа загибался в продольном направлении на протяжении 0,13 дюйма (3,302 мм) вверх или вниз от точки раздражения, но на протяжении 0,46 дюйма между двумя раздраженными пунктами; в поперечном же направлении—на протяжении 0,2 дюйма (5,08 мм). В противоположность Drosera, двигательный импульс не сопровождается некоторым влиянием, вызывающим усиленное выделение, ибо в тех случаях, когда отдельная железка была сильно раздражена и обильно выделяла, окружающие железки не обнаруживали ни малейшего действия. Закручивание края не зависит от усиленного выделения, так как кусочки стекла либо вызывают незначительное выделение, либо вовсе не вызывают его, и тем не менее они вызывают движение, между тем как крепкий раствор углекислого аммония быстро вызывает обильное выделение, но не движение.

Одной из наиболее любопытных особенностей в движении листьев является краткость срока, в течение которого они остаются закрученными, хотя раздражающий предмет еще лежит на листе. В большинстве случаев заметное выпрямление наступало в течение 24 часов с того времени, когда на листья были положены даже большие кусочки мяса и т. д., и во всех случаях — в течение 48 часов. В одном случае край листа оставался 32 часа плотно загнутым вокруг тонких мясных волокон; в другом случае, когда на лист был положен кусочек губки, пропитанный крепким настоем сырого мяса, край начал развертываться через 35 часов. Кусочки стекла вызывают закручивание края на более короткое время, чем азотистые тела, ибо в первом случае полное расправление наступало через 16 часов 30 минут. Азотистые жидкости действуют более короткое время, чем азотистые твердые тела; например, когда капли настоя сырого мяса были помещены на среднюю жилку листа, закрученные края начали развертываться уже через 10 часов 37 минут. Это выпрямление было самым быстрым из всех, которые я наблюдал; но, может быть, оно отчасти зависело от расстояния между краями и средней жилкой, где лежали капли.

Мы естественно приходим к вопросу: какая польза в этом движении, которое длится такое короткое время? Если класть возле самого края очень мелкие предметы, например мясные волокна, или предметы не особенно мелкие, например мелких мух или капустные семена, они вполне или отчасти обхватываются краем. Железки нависшего края таким образом приходят в соприкосновение с этими предметами и изливают выделение, а затем поглощают переваренное вещество. Но так как загибание длится очень краткий срок, то выгода от него может иметь лишь малое значение, хотя, пожалуй, большее, чем кажется сначала. Это растение живет в сырых местностях, и насекомые, прилипающие ко всем частям листа, смываются каждым проливным дождем в узкую бороздку, которую образуют от природы закрученные края. Например, в Северном Уэльсе мой знакомый положил на несколько листьев разных насекомых, а два дня спустя (после прошедшего за это время ливня) он нашел, что некоторые из них совершенно смыты, тогда как многие другие были хорошо скрыты под плотно пригнутыми краями, железки которых несомненно давали выделение вокруг насекомых. Итак, мы можем понять, почему обыкновенно находят так много насекомых и их кусочков, лежащих внутри завернутых листьев.

Закручивание края, зависящее от присутствия раздражающего предмета, должно быть полезно в другом, вероятно, более важном отношении. Мы видели, что при помещении на лист крупных кусочков мяса или губки, напитанной мясным соком, край не был в состоянии обхватить их, но по мере закручивания очень медленно передвигал кусочки к середине листа, на расстояние до 0.1 дюйма (2.54 мм) от внешней стороны, то-есть на протяжение, равное одной трети — одной четверти расстояния между краем и средней жилкой. Всякий предмет, например насекомое умеренной величины, при этом медленно приходит в соприкосновение с гораздо большим числом железок, вызывая значительно более энергичное выделение и поглощение, чем при других условиях. Что это в высшей степени полезно для растения, мы можем заключить из того, что Drosera приобрела высоко развитую способность к движению только для того, чтобы приводить все свои железки в соприкосновение с пойманными насекомыми. Далее, после того как лист Dionaea поймает насекомое, медленное прижимание лопастей друг к другу служит только для того, чтобы привести железки обеих сторон в соприкосновение с добычею; от этого прижимания, кроме того, выделение, насыщенное животным веществом, вследствие капиллярного притяжения расходится по всей поверхности. Что касается Pinguicula, то немедленное расправление после того, как насекомое передвинуто на небольшое расстояние к средней жилке, представляет выгоду, так как края не могут поймать новой добычи, пока не развернутся. Услуга, оказываемая этим отодвиганием, а также тем, что краевые железки на короткое время приходят в соприкосновение с верхними поверхностями крошечных пойманных насекомых, может быть, объясняет своеобразные движения листьев; в противном случае мы должны считать эти движения остатком более высоко развитой способности, которою первоначально обладали предки этого рода.

У четырех британских видов и, как я слышал от проф. Дайера, у большинства или у всех видов этого рода, края листьев до некоторой степени закручены естественно и постоянно. Как уже сказано, этот изгиб служит для того, чтобы препятствовать дождю смывать насекомых, но он предназначен также и для другой цели. Когда большое число железок испытывает сильное возбуждение от кусочков мяса, насекомых или какого-нибудь иного раздражителя, выделение часто стекает вниз по листу и попадает в закрученные края, вместо того, чтобы стекать с него совсем и таким образом пропадать. Пока оно стекает по желобку, новые железки могут поглощать животное вещество, содержащееся в растворе. Кроме того, выделение часто собирается лужицами внутри желобка или на ложкообразных кончиках листьев, и я убедился, что кусочки белка, фибрина и клейковины растворяются здесь быстрее и полнее, чем на поверхности листа, где выделение не может скопиться; то же самое произошло бы с насекомыми, пойманными естественным путем. Я несколько раз видел, что выделение собиралось таким образом на листьях растений, защищенных от дождя, а для растений на открытом воздухе еще более необходимо какое-нибудь приспособление, которое по мере возможности препятствовало бы полной потере выделения с растворенным в нем животным веществом.

Уже было указано, что у растений, находящихся в природных условиях, края листьев гораздо сильнее закручены, чем у растений в горшках, которые не могут ловить много насекомых. Мы видели,

что насекомые, смываемые дождем со всех частей листа, часто оказываются внутри краев, которые при этом приходят в раздражение и закручиваются далее внутрь; и мы можем предполагать, что это действие, много раз повторяемое в течение жизни растения, ведет к постоянному и ясно выраженному изгибу листа. Жалею, что это соображение не пришло мне в голову своевременно для проверки его правильности.

Здесь можно прибавить, хотя это и не имеет непосредственного отношения к нашей теме, что при выдергивании растения листья немедленно отгибаются вниз, так что почти закрывают корни,— этот факт был замечен многими лицами. Я предполагаю, что это зависит от того же свойства, которое заставляет внешние и более старые листья плашмя лежать на земле. Кроме того, до некоторой степени раздражимы, повидимому, цветочные стрелки, так как д-р Джонсон утверждает, что они «отгибаются назад при неосторожном обращении с ними».*

Выделение, поглощение и пищеварение.— Сначала я приведу свои наблюдения и опыты, а затем краткий обзор результатов.

Действие тел, содержащих растворимое азотистое вещество

(1). На многие листья клались *мухи*, которые вызывали обильное выделение из железок; выделение всегда становилось кислым, хотя оно не было таким сначала. Спустя некоторое время эти насекомые настолько размягчились, что можно было одним прикосновением отделить их члены от туловища, вероятно, вследствие того, что их мышцы были переварены и распались. Железки, соприкасавшиеся с маленькой мухой, продолжали выделять в течение четырех дней, а затем стали почти сухими. Я отрезал узкую полоску от этого листа; железки более длинных и более коротких волосков, четыре дня пробывшие в соприкосновении с мухой, были сравнены под микроскопом с теми, которые к ней не прикасались; они представляли удивительную противоположность. Находившиеся в соприкосновении с мухой наполнены буроватым зернистым веществом, а прочие — однородной жидкостью. Поэтому не могло быть сомнения в том, что первые поглотили вещество из мухи.

(2). Мелкие кусочки *жареного мяса*, помещенные на лист, через несколько часов всегда вызывали обильное кислое выделение; в одном случае — через 40 минут. Когда я положил тонкие мясные волокна вдоль края одного листа, стоявшего почти вертикально, выделение стекло на землю. Угловатые кусочки мяса, положенные в лужицы выделения близ края, через два или три дня значительно уменьшались в размерах, округлялись, становились более или менее бесцветными и прозрачными и настолько размягчались, что распадались на части от малейшего прикосновения. Только в одном случае очень маленькая частица вполне растворилась, и это произошло в течение 48 часов. Когда раздражение вызывало лишь малое количество выделения, это последнее обыкновенно поглощалось через 24—48 часов, и железки становились сухими. Но когда количество выделения было обильно, вокруг ли отдельного довольно крупного кусочка мяса, или вокруг нескольких мелких кусочков, железки становились сухими не ранее, как через шесть-семь дней. Самое быстрое поглощение, которое мне пришлось наблюдать, имело место, когда на лист была положена маленькая капля настоя сырого мяса: на этот раз железки стали почти сухими через 3 часа 20 минут. Железки, возбужденные мелкими частицами мяса и быстро поглотившие собственное выделение, снова начинают выделять через семь-восемь дней после того, как им было дано мясо.

* Sir. J. E. Smith, «English Botany», изд. 1832 г., с раскрашенными рисунками Дж. Соуэрби. Табл. 24, 25, 26.

(3). На лист было положено три крошечных кубика жесткого *хряща* с бедренной кости овцы. Через 10 часов 30 минут появилось немного кислого выделения, но хрящ, повидимому, мало или совсем не поддался его действию. Через 24 часа кубики округлились и значительно уменьшились; через 32 часа они размягчились до самого центра, а один совсем превратился в жидкость; через 35 часов остались только следы твердого хряща, а через 48 часов можно еще было видеть в лупу следы его только в одном из трех кубиков. Через 82 часа не только все три кубика совершенно превратились в жидкость, но все выделение было поглощено, и железки высохли.

(4). Мелкие кубики *белка* были положены на лист; через 8 часов слабо кислое выделение окружало кубики почти на $^1/_{10}$ дюйма, и углы у одного из них округлились. Через 24 часа углы у всех кубиков округлились, и они размягчились насквозь; через 30 часов выделение начало убывать, а через 48 часов железки были сухи; но мельчайшие кусочки белка еще оставались нерастворенными.

(5). Более мелкие кубики *белка* (около $^1/_{50}$ или $^1/_{60}$ дюйма, 0,508 или 0,423 мм) были положены на четыре железки; через 18 часов один кубик совершенно растворился, прочие значительно уменьшились, размягчились и сделались прозрачными. Через 24 часа два из этих кубиков совершенно растворились, и выделение на соответствующих железках было почти совсем поглощено. Через 42 часа два остальные кубика вполне растворились. Эти четыре железки начали снова выделять через восемь-девять дней.

(6). Два крупных кубика *белка* (ровно $^1/_{20}$ дюйма, 1,27 мм) были помещены — один возле средней жилки, а другой возле края листа; через 6 часов наблюдалось обильное выделение, которое через 48 часов скопилось лужицей вокруг кубика близ края. Этот кубик растворился гораздо больше, чем лежавший на пластинке листа, так что через три дня он значительно уменьшился, и все углы его округлились; но он был чересчур велик для того, чтобы вполне раствориться. Выделение было частью поглощено через четыре дня. Кубик на пластинке уменьшился гораздо слабее, а железки, на которых он лежал, начали высыхать уже через два дня.

(7). *Фибрин* вызывает меньше выделения, чем мясо или белок. Было сделано несколько опытов, но я приведу из них только три. Два крошечных кусочка были положены на несколько железок, и через 3 часа 45 минут их выделение заметно увеличилось. Меньший из двух кусочков вполне превратился в жидкость через 6 часов 15 минут, а другой — через 24 часа, но даже через 48 часов еще можно было видеть в лупу небольшое число крупинок фибрина, плававших в обеих каплях выделения. Через 56 часов 30 минут эти крупинки совершенно растворились. Третий кусочек был положен в маленькую лужицу выделения, внутри края листа, где прежде лежало семя; этот кусочек совершенно растворился через 15 часов 30 минут.

(8). Пять очень мелких кусочков *клейковины* были положены на лист и вызвали такое обильное выделение, что один кусочек соскользнул в краевой желобок. Через день все пять кусочков, повидимому, значительно уменьшились, но ни один не растворился вполне. На третий день я передвинул два из них, которые начали сохнуть, на свежие железки. На четвертый день еще можно было рассмотреть не растворившиеся следы трех кусочков из пяти, остальные два совершенно исчезли; но я сомневаюсь, действительно ли они вполне растворились. Затем я положил два свежих кусочка, один близ середины, а другой близ края другого листа; оба они вызвали необычайное количество выделения; вокруг кусочка, лежавшего у края, образовалась маленькая лужица, и он гораздо сильнее уменьшился, чем кусочек на пластинке, но через четыре дня еще не вполне растворился. Итак, клейковина сильно раздражает железки, но растворяется с большим трудом, совершенно так,

как и у Drosera. Я жалею, что не произвел опыта с этим веществом, погрузив его предварительно в слабую соляную кислоту, так как после этого оно, вероятно, стало бы растворяться быстро.

(9). Маленький квадратный тонкий кусочек чистой *желатины*, смоченный водою, был положен на лист и вызвал очень мало выделения в течение 5 часов 30 минут, но в тот же день попозже количество выделения увеличилось. Через 24 часа весь квадратик сделался совсем жидким; а этого не случилось бы, если бы он был оставлен в воде. Жидкость эта была кислая.

(10). Маленькие частицы приготовленного химическим путем *казеина* вызвали кислое выделение, но не вполне растворились через два дня; затем железки начали высыхать. Судя по тому, что мы видели у Drosera, и нельзя было ожидать полного растворения этих кусочков.

(11). Крошечные капли снятого *молока* были помещены на лист и вызвали обильное выделение из железок. Через 3 часа оказалось, что молоко свернулось, а через 23 часа творог растворился. Когда я поместил капли, ставшие прозрачными, под микроскоп, нельзя было ничего различить, кроме нескольких масляных шариков. Следовательно, выделение растворяет свежий казеин.

(12). Два кусочка листа были погружены на 17 часов, каждый отдельно, в драхму раствора *углекислого аммония* различной крепости, а именно одна часть соли на 437 и на 218 частей воды. Затем я осмотрел железки более длинных и более коротких волосков, и оказалось, что их содержимое подверглось аггрегации, образовав зернистое вещество буровато-зеленого цвета. Мой сын видел, что эти зернистые комочки медленно изменяли форму; без сомнения, они состояли из протоплазмы. Аггрегация была резче выражена, и движения протоплазмы были быстрее внутри железок, подвергнутых действию более крепкого раствора, чем в остальных. Опыт был повторен с тем же результатом; в этом случае я наблюдал, что протоплазма немного отстала от стенок отдельных вытянутых клеток, образующих ножки. Чтобы наблюдать процесс аггрегации, узкая полоска листа была положена боком под микроскоп, и я видел, что железки были совершенно прозрачны; затем я прибавил небольшое количество более крепкого раствора (именно одна часть соли на 218 частей воды) под покровное стеклышко; час или два спустя железки содержали очень мелкозернистое вещество, которое медленно становилось крупнозернистым и слегка мутным, но даже через 5 часов оно еще не приняло буроватого оттенка. К этому времени появилось небольшое число довольно крупных, прозрачных, шарообразных комочков внутри верхних концов ножек, а протоплазма, выстилающая их стенки, немного отстала. Таким образом, не подлежит сомнению, что железки Pinguicula поглощают углекислый аммоний; но они далеко не так быстро поглощают его или реагируют на его действие, как железки Drosera.

(13). Маленькие комочки оранжевой *пыльцы* обыкновенного гороха, помещенные на несколько листьев, вызвали обильное выделение из железок. Даже очень небольшое число зернышек, случайно упавших на одну железку, вызвало такое увеличение окружавшей ее капли, что через 23 часа она была заметно крупнее капель на соседних железках. Зерна, подвергавшиеся действию выделения в течение 48 часов, не выпустили своих трубок; они совершенно обесцветились и, повидимому, содержали меньше вещества, чем раньше; но то, которое осталось, было грязного цвета и содержало шарики масла; таким образом, они отличались по виду от других зерен, пробывших столько же времени в воде. Железки, соприкасавшиеся с пыльцевыми зернами, очевидно поглотили из них вещество, ибо они утратили свой естественный, бледнозеленый оттенок и содержали образовавшиеся вследствие аггрегации шаровидные комочки протоплазмы.

(14). Квадратные кусочки листьев шпината, капусты и одной камнеломки и целые листья *Erica tetralix* вызывали усиленное выделение из железок. Шпинат действовал сильнее всего, так как от него выделение заметно увеличилось через 1 час 40 минут, а в конце концов оно стекло на некоторое расстояние по листу; но железки скоро начали сохнуть, именно через 35 часов. Листья *Erica tetralix* начали действовать через 7 часов 30 минут, но не вызвали большого количества выделения; его не вызвали и кусочки листа камнеломки, хотя в этом случае железки продолжали выделять в течение семи дней. Мне прислали из Северного Уэльса несколько листьев Pinguicula, к которым пристали листья *Erica tetralix* и неизвестного растения; в содержимом железок, соприкасавшихся с ними, произошла ясная агрегация, как будто они соприкасались с насекомыми, а между тем другие железки на тех же листьях содержали лишь прозрачную однородную жидкость.

(15). *Семена.*— Я произвел опыты со значительным числом семян и плодов, выбранных наудачу; одни были свежие, другие — прошлогодние; одни вымачивались короткое время в воде, другие — нет. Следующие десять сортов, именно капуста, редька, *Anemone nemorosa*, *Rumex acetosa*, *Carex sylvatica*, горчица, репа, кресс, *Ranunculus acris* и *Avena pubescens*, вызвали обильное выделение, которое при неоднократном испытании всегда оказывалось кислым. Первые пять из названных семян раздражали железки сильнее прочих. Выделение редко становилось обильным ранее 24 часов, без сомнения, вследствие того, что оболочки семян не легко проницаемы. Тем не менее, капустные семена вызвали некоторое количество выделения через 4 часа 30 минут; через 18 часов это количество настолько увеличилось, что стекало вниз по листьям. Семена или, собственно говоря, плоды Carex гораздо чаще можно найти прилипшими к листьям на воле, чем семена какого-либо другого рода; плоды же *Carex sylvatica* вызвали столько выделения, что через 15 часов оно затекло в завернутые края; но железки перестали выделять через 40 часов. С другой стороны, железки, на которых лежали семена Rumex и Avena, девять дней не переставали давать выделение.

Девять следующих сортов семян вызвали лишь малое количество выделения, а именно: сельдерей, петрушка, тмин, *Linum grandiflorum*, Cassia, *Trifolium pannonicum*, Plantago, лук и Bromus. Большинство этих семян совсем не вызывало выделения ранее 48 часов; при опыте с Trifolium подействовало только одно семя, и то лишь на третий день. Хотя семена Plantago вызвали очень мало выделения, железки шесть дней не переставали выделять. Наконец, пять следующих сортов не вызвали выделения, хотя пролежали на листьях по два или по три дня, а именно латук, *Erica tetralix*, *Atriplex hortensis*, *Phalaris canariensis* и пшеница. Тем не менее, когда семена латука, пшеницы и Atriplex были разрезаны и приложены к листьям, выделение появилось в значительном количестве через 10 часов, и мне кажется, что некоторое количество его появилось через шесть часов. В опыте с Atriplex выделение стекло к краю, и через 24 часа в моих записках сказано о нем: «огромное количество, и притом кислое». Разрезанные семена Trifolium и сельдерея тоже подействовали энергично и быстро, хотя цельные семена, как мы видели, вызвали очень мало выделения, и то спустя долгий срок. Ломтик обыкновенного гороха, который я, впрочем, не пробовал класть цельным, вызвал выделение через 2 часа. Из этих фактов мы можем заключить, что большое различие в количестве выделения и в скорости, с которою различные сорта семян его вызывают, зависит преимущественно или всецело от различной проницаемости семенной оболочки.

Несколько тонких срезов обыкновенного гороха, предварительно вымоченных в воде в продолжение 1 часа, были помещены на лист и быстро вызвали обильное кислое выделение. Через 24 часа я сравнил эти срезы при большом увеличении с другими, пролежавшими столько же времени в воде; последние содержали так много мелких крупинок легумина, что срез казался мутным, тогда как срезы, подвергнутые

действию выделения, были гораздо чище и прозрачнее, потому что крупинки легумина, повидимому, растворились. Капустное семя, два дня пролежавшее на листе и вызвавшее обильное кислое выделение, было разрезано на ломтики, которые я сравнил со срезами семени, столько же времени пролежавшими в воде. Срезы, подвергнутые действию выделения, были более бледного цвета; оболочки семян отличались больше всего, так как имели бледный грязный оттенок вместо каштаново-коричневого. Железки, на которых лежали капустные семена, а также те, которые были залиты окружавшим семена выделением, весьма отличались по виду от прочих железок того же листа, так как все они содержали буроватое зернистое вещество,— доказательство, что они поглотили вещество из семян.

Действие выделения на семена сказалось также в том, что некоторые из них были убиты или проростки были повреждены. Четырнадцать капустных семян были оставлены на три дня на листьях и вызвали много выделения; затем я положил их на влажный песок при условиях, заведомо благоприятных для прорастания. Три семени совсем не проросли, и этот процент смертности был гораздо больше, чем в семенах той же партии, не подвергнутых действию выделения, но в остальном находившихся в таких же условиях. Из одиннадцати взошедших сеянцев у трех края семядолей были буроваты, как бы опалены, а у одного проростка выросшие семядоли имели странную выемчатую форму. Два горчичных семени проросли, но на их семядолях были бурые пятна, а их корни — уродливы. Из двух семян редьки ни одно не проросло, тогда как многочисленные семена той же партии, не подвергнутые действию выделения, проросли все, кроме одного. Из двух семян Rumex одно погибло, другое проросло, но корешок был бурый и скоро завял. Оба семени Avena проросли; одно росло хорошо, а у другого корешок был бурый и завял. Из шести семян Erica ни одно не проросло, а когда я разрезал их после того, как они пролежали пять месяцев на влажном песке, только одно казалось живым. Я нашел двадцать два семени разных сортов, прилипшими к листьям растений, росших на воле; хотя эти семена пролежали пять месяцев на влажном песке, ни одно не проросло и некоторые были, очевидно, мертвы.

Действие тел, не содержащих растворимого азотистого вещества

(16). Уже было показано, что кусочки стекла, помещенные на листья, вызывают мало выделения или совсем его не вызывают. Небольшое количество выделения, взятого из-под кусочков, было испытано и оказалось не кислым. Кусочек дерева не вызвал выделения; его не вызвали и различные сорта семян, оболочки которых непроницаемы для выделения и которые, следовательно, действовали как неорганические тела. Кубики жира, пролежавшие два дня на листе, не оказали действия.

(17). Частица *рафинада*, положенная на лист, вызвала через 1 час 10 минут крупную каплю жидкости, которая в течение следующих 2 часов стекла в завернутый от природы край. Эта жидкость нисколько не была кислой и начала высыхать или, что вероятнее, была поглощена через 5 часов 30 минут. Этот опыт был повторен; одни частицы я положил на лист, а другие частицы того же размера были смочены и помещены на стеклянную пластинку; и те и другие я покрыл стеклянным колпаком. Это было сделано для того, чтобы посмотреть, может ли увеличение количества жидкости на листьях зависеть от простого расплывания; но оказалось, что это не так. Частица на листе вызвала столько выделения, что за 4 часа оно стекло вниз на две трети листа. Через 8 часов лист, имевший вогнутую форму, был совершенно наполнен очень липкой жидкостью; особенно следует отметить, что эта жидкость, как в первом случае, нисколько не была кислой. Это большое количество выделения можно приписать экзосмозу. Железки, которые 24 часа были покрыты этой жидкостью, при осмотре под микроскопом не отличались от других на том же

листе, не приходивших в соприкосновение с жидкостью. Этот факт интересен при сопоставлении с неизменным наступлением аггрегации в железках, которые смочены выделением, содержащим в растворе животное вещество.

(18). Две частицы *гумми-арабика* были положены на лист и через 1 час 20 минут, несомненно, вызвали незначительное увеличение выделения. Оно, не переставая, прибывало в течение следующих 5 часов, то-есть все время, пока я следил за листом.

(19). Шесть мелких частиц сухого продажного *крахмала* были помещены на лист; одна из них вызвала немного выделения через 1 час 15 минут, а остальные— через 8—9 часов. Железки, которые были таким образом раздражены и дали выделение, вскоре высохли и начали снова выделять только на шестой день. Затем на лист был положен кусочек покрупнее; через 5 часов 30 минут выделения не было, но через 8 часов оно появилось в значительном количестве, которое за 24 часа настолько увеличилось, что выделение стекло по листу на расстояние $^3/_4$ дюйма. Это выделение, несмотря на такое обилие, нисколько не было кислым. Ввиду его обилия и так как к листьям на воле нередко прилипают семена, мне пришла мысль, что железки, может быть, обладают способностью выделять фермент, подобный птиалину и могущий растворять крахмал; поэтому я внимательно следил за вышеупомянутыми шестью мелкими частицами несколько дней, но объем их, повидимому, нисколько не уменьшился. Я оставил также одну частицу на два дня в лужице выделения, которое стекло с кусочка шпинатного листа; но, хотя частица была чрезвычайно мала, нельзя было заметить ее уменьшения. Поэтому можно заключить, что выделение не растворяет крахмала. Прибыль выделения, вызываемую этим веществом, можно, как я предполагаю, объяснить экзосмозом. Но я удивлен тем, что крахмал подействовал так быстро и энергично, хотя в более слабой степени, чем сахар. Известно, что коллоиды имеют слабую способность к диализу; при помещении листьев одной Primula в воду, в сироп и в разведенный крахмал, листья в крахмале становились дряблыми, но в меньшей степени и гораздо медленнее, чем в сиропе; листья же в воде все время оставались свежими.

Из предыдущих опытов и наблюдений мы видим, что предметы, не содержащие растворимого вещества, обладают лишь в слабой степени способностью вызывать у железок выделение или совсем лишены ее. Безазотистые жидкости, если они густы, заставляют железки изливать обильное количество липкой, но вовсе не кислой жидкости. Напротив, выделение из железок, раздраженных соприкосновением с азотистыми твердыми телами или жидкостями, неизменно бывает кислым и так обильно, что стекает по листьям и скопляется внутри завернутых от природы краев. В таком состоянии выделение обладает свойством быстро растворять, то-есть переваривать, мышцы насекомых, мясо, хрящ, белок, фибрин, желатину и казеин в таком виде, в каком он находится в свернувшемся молоке.[38] Железки приходят в сильное раздражение от приготовленного химическим путем казеина и клейковины; но эти вещества (причем последнее не было вымочено в слабой соляной кислоте) растворяются лишь отчасти, как это наблюдалось и у Drosera. Выделение быстро поглощается, когда оно содержит в растворе животное вещество, полученное из твердых тел или из жидкостей, как, например, из настоя сырого мяса, молока или слабого раствора углекислого аммония; железки, которые прежде были прозрачными и имели зеленоватый цвет, становятся буроватыми, и в них появляются комочки образовавшегося вследствие аггрегации зернистого вещества. Это вещество, судя по его произвольным движениям, без сомнения, состоит из протоплазмы. Действие безазотистых жид-

костей не вызывает подобных явлений. После того как железки были раздражены и дали обильное выделение, они на некоторое время перестают его давать; но через несколько дней выделение снова появляется.

Железки, при соприкосновении с пыльцою, с листьями других растений и с разнородными семенами, изливают обильное кислое выделение, а затем поглощают из них вещество, вероятно белковое. Извлекаемая таким путем польза не может быть ничтожной, так как значительное количество пыльцы с многочисленных опыляемых ветром осок, трав и т. д., растущих там, где живет Pinguicula, должно налетать на листья, густо усеянные липкими железками и образующие большие розетки. Даже небольшое число пыльцевых зерен на одной железке вызывает обильное выделение из нее. Мы видели также, как часто к листьям прилипают мелкие листья *Erica tetralix* и других растений, а также и различные семена и плоды, особенно Carex. Один лист Pinguicula поймал десять листочков Erica, а три листа на одном и том же растении поймали по одному семени. Семена, подвергнутые действию выделения, иногда погибают или дают поврежденные проростки. Поэтому мы можем заключить, что *Pinguicula vulgaris*, при ее малых корнях, не только существует в значительной степени за счет необычайного множества насекомых, которых она обыкновенно ловит, но также добывает некоторое питание из пыльцы, листьев и семян других растений, которые часто пристают к ее листьям. Следовательно, она питается отчасти растительной пищей наряду с животной.

Pinguicula grandiflora

Этот вид так близок к предыдущему, что д-р Гукер считает его подвидом. Он отличается главным образом более крупными размерами листьев и большей длиной железистых волосков у основной части средней жилки. Но он отличается также и строением. Я слышал от м-ра Рофса, который любезно прислал мне эти растения из Корнуола, что оно растет в довольно различного типа местах, а д-р Мур, из Гласнивинского ботанического сада, сообщает мне, что этот вид гораздо легче поддается культуре, растет хорошо и ежегодно цветет, тогда как *Pinguicula vulgaris* требует ежегодного возобновления. М-р Рофс нашел много насекомых и кусочков насекомых, прилипших почти ко всем листьям. Насекомые принадлежали преимущественно к Diptera, было несколько Hymenoptera, Homoptera, Coleoptera и одна ночная бабочка; на одном листе было девять мертвых насекомых, не считая нескольких еще живых. Он заметил также несколько плодов *Carex pulicaris* и, кроме того, семена этой же Pinguicula, прилипшие к листьям. Я сделал только два опыта с этим видом: во-первых, я положил муху у края листа, и через 16 часов оказалось, что он хорошо загнулся. Во-вторых, несколько мелких мух было помещено в ряд вдоль края другого листа, и к следующему утру весь этот край закрутился внутрь, точно так же, как у *Pinguicula vulgaris*.

Pinguicula lusitanica

Этот вид, живые экземпляры которого мне прислал м-р Рофс из Корнуола, очень отличается от двух предыдущих. Листья несколько мельче, гораздо прозрачнее и изрезаны пурпурными ветвящимися

жилками. Края листьев гораздо сильнее закручены; у более старых листьев они покрывают треть пространства между средней жилкой и внешней стороной. Как и у двух других видов, железистые волоски бывают длиннее и короче, и имеют такое же строение, но железки отличаются тем, что окрашены в пурпурный цвет и часто содержат зернистое вещество до того, как получат раздражение. В нижней части листа почти половина пространства с обеих сторон между средней жилкой и краем лишена железок; их заменяют длинные, довольно жесткие многоклеточные волоски, перекрещивающиеся над средней жилкой. Эти волоски, может быть, служат для того, чтобы препятствовать насекомым садиться на эту часть листа, где нет липких железок, на которые они могли бы попасться; но мало вероятно, чтобы они развились для этой цели. Спиральные сосуды, отходящие от средней жилки, оканчиваются на самом краю листа спиральными клетками; но они не так хорошо развиты, как у двух предыдущих видов. Цветоножки, чашелистики и лепестки усеяны такими же железистыми волосками, какие находятся на листьях.

Листья ловят много мелких насекомых, которых можно найти преимущественно под закрученными краями; вероятно, они смываются туда дождем. Цвет железок, на которых долго лежали насекомые, изменяется в буроватый или бледнопурпурный, а содержимое железок становится крупнозернистым; очевидно, они поглощают вещество из своей добычи. К некоторым листьям оказались прилипшими также листья *Erica tetralix*, цветы одного Galium, чешуйки злаков и т. д. Несколько опытов, сделанных над *Pinguicula vulgaris*, были повторены над *Pinguicula lusitanica*; сейчас я приведу их.

(1). Угловатый кусочек *белка* средней величины был положен сбоку листа на половине расстояния между средней жилкой и закрученным от природы краем. Через 2 часа 15 минут железки излили много выделения, и эта сторона завернулась сильнее противоположной. Загибание усиливалось, и через 3 часа 30 минут оно простиралось почти до верхушки. Через 24 часа край завернулся в цилиндр, внешняя поверхность которого прикасалась к пластинке листа и на $^1/_{20}$ дюйма не доходила до средней жилки. Через 48 часов он начал разворачиваться, а через 72 часа совершенно расправился. Кубик округлился, и размеры его значительно уменьшились; остатки находились в полужидком состоянии.

(2). Кусочек *белка* средней величины был положен близ верхушки листа под завернутым от природы краем. Через 2 часа 30 минут появилось много выделения, а на следующее утро край с этой стороны был загнут сильнее, чем с противоположной, но не в такой степени, как в предыдущем случае. Край развернулся с такою же скоростью, как раньше. Очень много белка растворилось, но часть его оставалась.

(3). Крупные кусочки *белка* были положены в ряд на средних жилках двух листьев, но за 24 часа не оказали действия; его и нельзя было ожидать, так как, если бы даже там существовали железки, длинные щетинки помешали бы белку притти в соприкосновение с ними. На обоих листьях кусочки были затем передвинуты к самому краю с одной стороны, и через 3 часа 30 минут он так сильно загнулся, что внешняя поверхность прикасалась к пластинке; противоположный край не обнаружил ни малейшего действия. Через три дня края обоих листьев, где лежал белок, были все так же сильно загнуты, и железки еще давали обильное выделение. У *Pinguicula vulgaris* я никогда не видал такого продолжительного загибания.

(4). Два *капустных семени*, вымоченные в воде в течение часа, были положены у края листа и через 3 часа 20 минут вызвали прибыль выделения и завертывание.

Через 24 часа лист отчасти расправился, но железки все еще обильно выделяли. Через 48 часов они начали высыхать, а через 72 часа были почти сухи. Тогда я положил эти два семени на влажный песок при благоприятных для роста условиях, но они не проросли и спустя некоторое время оказались сгнившими. Без сомнения, они были убиты выделением.

(5). Мелкие кусочки *шпинатного листа* вызвали через 1 час 20 минут прибыль выделения, а через 3 часа 20 минут — ясное загибание края. Край был хорошо загнут через 9 часов 15 минут, но через 24 часа почти совсем расправился. Железки, соприкасавшиеся со шпинатом, высохли через 72 часа. Кусочки белка были положены днем раньше, на противоположный край того же листа, а также на край листа с капустными семенами, и эти края оставались плотно загнутыми 72 часа, что показывает, насколько действие белка продолжительнее действия шпинатных листьев или капустных семян.

(6). Ряд мелких *кусочков стекла* был положен вдоль края одного листа; через 2 часа 10 минут действия не оказалось, но через 3 часа 25 минут, повидимому, появились первые признаки загибания, которое стало отчетливым, хотя и не резко выраженным, через 6 часов. Железки, соприкасавшиеся с кусочками, теперь выделяли обильнее прежнего; следовательно, они, повидимому, легче раздражаются от давления неорганических предметов, чем железки у *Pinguicula vulgaris*. Вышеупомянутое слабое загибание края не усилилось через 24 часа, и в это время железки начали сохнуть. Я некоторое время тер и царапал поверхность одного листа близ средней жилки и у основания, но движения не последовало. Я делал то же самое с расположенными здесь длинными волосками, но без успеха. Этот последний опыт я произвел, думая, что эти волоски, может быть, чувствительны к прикосновению, подобно волоскам Dionaea.

(7). Цветоножки, чашелистики и лепестки несут железки, по общему виду сходные с железками на листьях. Поэтому я положил кусок цветоножки на 1 час в раствор углекислого аммония (одна часть на 437 частей воды); это вызвало изменение окраски железок из яркорозовой в бледнопурпурную, но в их содержимом не обнаружилось отчетливой аггрегации. Через 8 часов 30 минут они стали бесцветными. Два крошечных кубика белка были положены на железки цветоножки и еще один кубик на железки чашелистика; но они не дали усиленного выделения, а белок через два дня нисколько не размягчился. Итак, функция этих железок, повидимому, весьма отличается от функции железок на листьях.

Из вышеприведенных наблюдений над *Pinguicula lusitanica* мы видим, что сильно загнутые от природы края листьев завертываются еще далее внутрь, когда бывают раздражены соприкосновением с органическими и неорганическими телами; что белок растворяется выделением, а капустные семена оно убивает; наконец, что железки поглощают вещество из насекомых, которые в большом числе попадаются на липкое выделение. Железки на цветоножках, повидимому, не обладают такою способностью. Этот вид отличается от *Pinguicula vulgaris* и *grandiflora* тем, что края листьев, при раздражении органическими телами, завертываются сильнее и загибание их длится большее время. Кроме того, железки, повидимому, легче дают усиленное выделение при раздражении телами, не содержащими растворимого азотистого вещества. В прочих отношениях, насколько можно судить по моим наблюдениям, все три вида сходны в своих отправлениях.

ГЛАВА XVII

UTRICULARIA

Utricularia neglecta.— Строение пузырька.— Назначение различных частей.— Число попавших в плен животных.— Способ ловли.— Пузырьки не могут переваривать животного вещества, но поглощают продукты его разложения.— Опыты над поглощением некоторых жидкостей четырехлопастными выступами.— Поглощение железками.— Краткий обзор наблюдений над поглощением. Развитие пузырьков.— *Utricularia vulgaris*.— *Utricularia minor*.—*Utricularia clandestina*.

Меня побудило исследовать образ жизни и строение видов этого рода отчасти то, что они принадлежат к общему с Pinguicula естественному семейству, но особенно заявление м-ра Холланда, что «в пузырьках часто можно найти попавших в плен водных насекомых», которые, по его догадке, «предназначены для питания растения». * Растения, которые я сначала получил под именем *Utricularia vulgaris* из Нью-Фореста в Гемпшире и из Корнуола и над которыми я преимущественно работал, по определению д-ра Гукера, оказались очень редким британским видом — *Utricularia neglecta* Lehm.** Впоследствии я получил настоящую *Utricularia vulgaris* из Йоркшира. После того как я составил из собственных наблюдений и из наблюдений моего сына Френсиса Дарвина приводимое ниже описание, появилась важная работа проф. Кона об *Utricularia vulgaris*; *** к немалому своему удивлению я нашел, что мое описание почти вполне сходится с описанием этого выдающегося наблюдателя. Я приведу свое описание в том виде, в каком оно находилось до того, как я прочел описание проф. Кона; иногда я буду дополнять его некоторыми ссылками на данные этого автора.

Utricularia neglecta.— Общий вид ветки (увеличенной приблизительно в два раза) с перистыми листьями, несущими пузырьки, изображен на прилагаемом рисунке (рис. 17). Листья все время раздваиваются, так что вполне выросший лист оканчивается двадцатью-тридцатью концами. Каждый конец завершается короткой, прямой щетинкой; небольшие выемки по бокам листьев несут подобные же щетинки. На обеих сторонах много мелких сосочков, оканчивающихся двумя полукруглыми клетками, которые плотно соприкасаются. Растения

* «Quart. Mag. of the High Wycombe Nat. Hist. Soc.», July, 1868, p. 5. Дельпино («Ult. Osservaz. sulla Dicogamia», и т. д., 1868—1869, p. 16) цитирует также Круана, нашедшего (1858) ракообразных внутри пузырьков *Utricularia vulgaris*.

** Я весьма обязан преподобному Г. М. Уилкинсону из Бистерна за неоднократную присылку отличных экземпляров этого вида из Нью-Фореста. М-р Рофс также любезно прислал мне живые экземпляры того же вида из окрестностей Пензанса в Корнуоле.

*** «Beiträge zur Biologie der Pflanzen», третий выпуск, 1875.

плавают близ поверхности воды и совершенно лишены корней, даже в самом раннем периоде развития.* Обыкновенно они живут, как уже указывали несколько наблюдателей, в крайне зловонных канавах.

Наиболее интересную особенность представляют пузырьки. Их часто бывает по два и по три на каждом раздельном листе, обыкновенно близ основания его; впрочем, я видел один пузырек, выросший на стебельке. Они сидят на коротких ножках. Вполне развитые пузырьки имеют почти $^1/_{10}$ дюйма (2,54 мм) в длину. Они прозрачны, зеленого цвета, и стенки их состоят из двух слоев клеток. Внешние клетки многоугольны и довольно крупны; но во многих местах, где углы сходятся, лежат более мелкие, округлые клетки. Последние служат основанием коротким коническим возвышениям, которые сверху оканчиваются двумя полукруглыми клетками, лежащими так близко одна к другой, что они представляются слившимися; но часто они немного разъединяются при погружении в некоторые жидкости. Образованные таким образом сосочки совершенно сходны с сосочками на поверхности листьев. На одном и том же пузырьке они бывают весьма различной величины; небольшое число сосочков, особенно на очень молодых пузырьках, имеют не круглый контур, а овальный. Две конечные клетки прозрачны, но в них, вероятно, находится много растворенного вещества, судя по количеству, которое свертывается от продолжительного пребывания их в алкоголе или эфире.

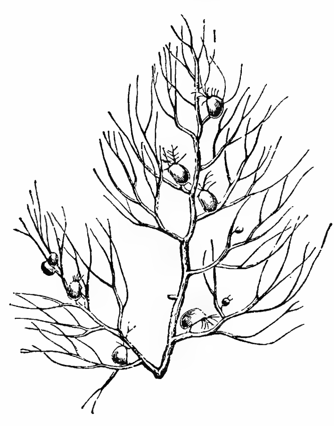


Рис. 17. *Utricularia neglecta*

Ветвь с раздельными листьями, несущими пузырьки; увеличено приблизительно в два раза.

Пузырьки наполнены водою. Обыкновенно, но далеко не всегда, они содержат пузырьки воздуха. Судя по количеству содержащихся в них воды и воздуха, они бывают очень различной толщины, но всегда несколько сдавлены. В ранней стадии роста плоская или брюшная поверхность обращена к оси или стеблю; но ножки должны обладать некоторою способностью к движению, так как у растений, которые я держал в своей теплице, брюшная поверхность была обыкновенно повернута прямо или наклонно вниз. Проф. Г. М. Уилкинсон осматривал для меня растения на воле и нашел то же самое; но у более молодых пузырьков клапаны часто обращены вверх.

Общий вид пузырька сбоку показан на рис. 18, причем придатки изображены только на ближайшей стороне его. Нижняя сторона, откуда выходит ножка, почти плоская, и я назвал ее брюшною поверхностью. Другая, или спинная, поверхность выпукла и оканчивается двумя длинными выростами, которые состоят из нескольких рядов клеток, содержащих хлорофилл, и несут, преимущественно с внешней

* Я заключаю, что это так, по рисунку проростка, приводимому д-ром Вармингом в его статье «Bidrag til Kundskaben om Lentibulariaceae» в «VidenskaLelig Meddelelser», Copenhague, 1874, № 3—7, pp. 33—58.

стороны, шесть или семь длинных, заостренных, многоклеточных щетинок. Эти выросты пузырька можно назвать *антеннами* [щупальцами], так как весь пузырек (см. рис. 17) представляет любопытное сходство с низшим ракообразным, причем короткая ножка соответствует хвосту. На рис. 18 показано только ближайшее щупальце. Под обоими щупальцами конец пузырька несколько срезан, и здесь расположена важнейшая часть всего образования, именно вход и клапан. По обе стороны входа наружу торчит от трех до семи (последнее число встречается редко) длинных многоклеточных щетинок; но на рисунке показаны только щетинки с ближайшей стороны (числом четыре). Эти щетинки, вместе с теми, которые сидят на щупальцах, составляют нечто вроде полого конуса, окружающего вход.

Клапан отлого входит в полость пузырька,— вверх на рис. 18. Он со всех сторон прикреплен к пузырьку, кроме своего заднего края,— нижнего на рис. 19,— который свободен и составляет одну сторону щелеобразного отверстия, ведущего в пузырек. Этот край острый, тонкий и гладкий; он лежит на краю бортика, или воротничка, который вдается далеко в пузырек, как показано на продольном разрезе (рис. 20) воротничка и клапана; он показан также под буквою *c* на рис. 18. Край клапана может, таким образом, открываться только внутрь. Так как и клапан и воротничок вдаются в пузырек, то в этом месте образуется полость или впадина, на дне которой расположено щелеобразное отверстие.

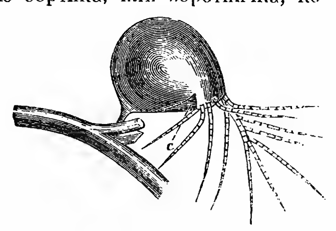


Рис. 18. *Utricularia neglecta*

Пузырек, сильно увеличенный; *c*—воротничок, неясно просвечивающий сквозь стенки.

Клапан бесцветен, чрезвычайно прозрачен, гибок и эластичен. Он выпукл в поперечном направлении, но нарисован (рис. 19) в выпрямленном виде, что увеличивает на рисунке его ширину. По Кону, он состоит из двух слоев мелких клеток, соединенных непосредственно с двумя слоями более крупных клеток, которые образуют собою стенки пузырька; клапан, очевидно, является продолжением этих стенок. Две пары прозрачных заостренных щетинок, приблизительно одинаковой длины с самим клапаном, сидят близ свободного заднего края (рис. 19) и направлены наклонно наружу, в сторону щупалец. На поверхности клапана расположены также многочисленные железки, как я их буду называть, потому что они обладают способностью поглощать, хотя я сомневаюсь, дают ли они когда-либо выделение. Они бывают трех родов, которые до некоторой степени постепенно переходят один в другой. Те, которые расположены вокруг переднего края клапана (верхний край на рис. 19), очень многочисленны и сидят тесно; они состоят из продолговатой головки на длинной ножке. Самая ножка состоит из удлиненной клетки, на которой сверху сидит короткая. Железки возле свободного заднего края гораздо крупнее, малочисленны, почти шарообразны, так как имеют короткие ножки; головка состоит из двух слившихся клеток, из которых нижняя соответствует короткой верхней клетке у продолговатых железок. У железок третьего рода головки вытянуты в поперечном направлении и сидят на очень коротких ножках; таким образом, они расположены параллельно и очень

близко к поверхности клапана; их можно назвать двулопастными железками. Клетки, составляющие все эти железки, содержат ядро и выстланы тонким слоем более или менее зернистой протоплазмы — первичным мешечком Моля. Они наполнены жидкостью, которая, должно быть, содержит много вещества в растворе, судя по тому количеству, которое свертывается после продолжительного пребывания клеток в алкоголе или эфире. Впадина, в которой лежит клапан, тоже выстлана бесчисленными железками; железки, расположенные по бокам, имеют продолговатые головки и вытянутые ножки, совершенно как на смежных частях клапана.

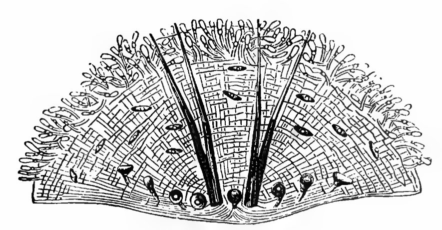


Рис. 19. *Utricularia neglecta*
Клапан пузырька; сильно увеличено.

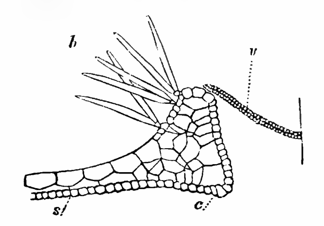


Рис. 20. *Utricularia neglecta*
Продольный вертикальный разрез через брюшную часть пузырька; видны клапан и воротничок. *v* — клапан; весь выступ над *c* составляет воротничок; *b* — двулопастные выступы; *s* — брюшная поверхность пузырька.

Воротничок (по наименованию Кона—перистом), очевидно, состоит, подобно клапану, из внутреннего выроста стенок пузырька. Клетки, составляющие внешнюю поверхность или ту, которая обращена к клапану, имеют довольно толстые стенки, буроваты, чрезвычайно мелки, очень многочисленны и вытянуты; нижние разделены надвое вертикальными перегородками. Все вместе представляет сложный и изящный вид. Клетки, образующие внутреннюю поверхность воротничка, являются продолжением клеток, выстилающих всю внутреннюю поверхность пузырька. Пространство между внутренней и внешней поверхностью состоит из грубой клеточной ткани (рис. 20). Внутренняя сторона густо усеяна нежными двулопастными выступами, которые сейчас будут описаны. Таким образом, воротничок оказывается плотным; он неподатлив и сохраняет одну и ту же форму, содержит ли пузырек мало или много воздуха и воды. Это чрезвычайно важно, так как в противном случае тонкий и гибкий клапан мог бы искривляться и тогда не действовал бы надлежащим образом.

Вообще все органы, образующие вход в пузырек — прозрачный клапан с его четырьмя торчащими наклонно щетинками, с его многочисленными железками различной формы, окружающий этот клапан воротничок, который несет железки на внутренней стороне и щетинки на внешней, кроме того щетинки, несомые щупальцами,— все это вместе имеет под микроскопом необыкновенно сложный вид.

Теперь мы рассмотрим внутреннее строение пузырька. Вся внутренняя поверхность, кроме клапана, представляется при слабом увеличении покрытой густой чащей выступов (рис. 21). Каждый выступ состоит из четырех расходящихся ветвей, откуда и их название —

четырехлопастные выступы. Они берут начало из мелких угловатых клеток, в том месте, где сходятся углы более крупных клеток, составляющих внутренность пузырька. Средняя часть верхней поверхности этих мелких клеток немного выступает, а затем суживается в очень короткую и тонкую ножку, на которой сидят четыре ветви (рис. 22). Из этих ветвей две длинные, но часто не совсем равные; они торчат наклонно внутрь и по направлению к заднему концу пузырька. Две другие ветви гораздо короче и торчат под меньшим углом, то-есть они ближе к горизонтальному положению и направлены к переднему концу пузырька. Эти ветви не особенно заострены; они состоят из чрезвычайно тонкой прозрачной оболочки, так что их можно наклонять или сгибать пополам в любом направлении, и они не ломаются. Они выстланы нежным слоем протоплазмы, который находится

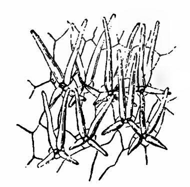


Рис. 21. *Utricularia neglecta*

Небольшая часть внутренней поверхности пузырька с четырехлопастными выступами; сильно увеличено.

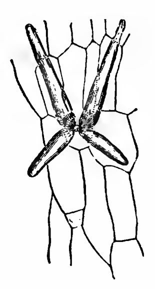


Рис. 22. *Utricularia neglecta*

Один из четырехлопастных выступов, сильно увеличенный.

также в коротких конических возвышениях, поддерживающих ветви. Каждая ветвь обыкновенно (но не всегда) содержит крошечную бледно-бурую округленную или, чаще, вытянутую частицу, которая находится в непрерывном броуновском движении. Эти частицы медленно изменяют положение и переходят из одного конца ветви в другой, но обыкновенно их можно найти у оснований. Они имеются в четырехлопастных выступах молодых пузырьков, когда последние достигли приблизительно только трети своего полного размера. Эти частицы не похожи на обыкновенные ядра, но я думаю, что это видоизмененные ядра, потому что, когда их не было, мне иногда удавалось различить на их месте легкое облачко вещества, содержавшее в себе более темное пятнышко. Кроме того, четырехлопастные выступы у *Utricularia montana* заключают в себе значительно более крупные и гораздо правильнее округленные, но в других отношениях сходные частицы, которые очень похожи на ядра клеток, составляющих стенки пузырьков. В настоящем случае иногда бывало по две, по три или даже большее число приблизительно одинаковых частиц внутри одной и той же ветви; но, как мы сейчас увидим, присутствие нескольких частиц внутри одной и той же ветви всегда, повидимому, стояло в связи с поглощением разложившегося вещества. Внутренняя сторона воротничка (см. рис. 20)

покрыта несколькими рядами выступов, у которых единственное важное отличие от четырехлопастных выступов состоит в том, что они имеют только две ветви вместо четырех; впрочем, они несколько тоньше и нежнее. Я буду называть их двулопастными выступами. Они торчат внутрь пузырька и направлены к его заднему концу. Четырехлопастные и двулопастные выступы, без сомнения, гомологичны сосочкам на внешней стороне пузырька и на листьях; и мы увидим, что они развиваются из очень похожих сосочков.

Назначение различных частей.— После вышеприведенного длинного, но необходимого описания частей, обращаемся к их назначению. Некоторые авторы полагали, что пузырьки служат поплавками; но ветви, на которых поплавков не было, и другие, с которых они были удалены, плавали вполне хорошо, благодаря воздуху в межклеточных пространствах. Пузырьки, в которых находятся мертвые и пойманные животные, обыкновенно содержат воздух, но он не может происходить только от процесса разложения, так как я часто видал воздух в молодых, чистых и пустых пузырьках, а в некоторых старых пузырьках, где находилось много разлагающегося вещества, воздуха не было.

Действительное назначение пузырьков — ловить мелких водных животных, что они и делают в широких размерах. В первой партии растений, полученных мною из Нью-Фореста в начале июля, значительное большинство вполне выросших пузырьков содержало добычу; у второй партии, полученной в начале августа, большинство пузырьков оказалось пустым, но в этом случае были выбраны растения, росшие в чрезвычайно чистой воде. В первой партии мой сын осмотрел семнадцать пузырьков, содержавших ту или иную добычу; в восьми из них находились низшие ракообразные, в трех — личинки насекомых, причем одна была еще жива, и в шести — остатки животных, так сильно разложившихся, что их уже нельзя было распознать. Я выбрал пять пузырьков, которые показались мне очень полными, и нашел в них четыре, пять, восемь и десять ракообразных, а в пятом одну очень длинную личинку. В пяти других пузырьках, которые я выбрал потому, что они содержали остатки, но не казались очень полными, были одно, два, четыре, два и пять ракообразных. Один экземпляр *Utricularia vulgaris*, который предварительно держали в почти чистой воде, Кон однажды вечером поместил в воду, кишевшую ракообразными, и к следующему утру большинство пузырьков содержало пойманных животных, которые не переставая кружились в своей тюрьме. Они несколько дней оставались живыми, но, наконец, погибли,— как я полагаю, от удушения, вследствие того, что весь кислород в воде был израсходован. Кон нашел также в нескольких пузырьках пресноводных червей. Во всех случаях пузырьки с разложившимися остатками кишели разнородными живыми водорослями, инфузориями и другими низшими организмами, которые, очевидно, жили там в качестве непрошенных гостей.

Животные входят в пузырьки, отгибая внутрь задний, свободный, край клапана, который благодаря своей чрезвычайной эластичности мгновенно опять закрывается. Так как край чрезвычайно тонок и плотно прилегает к краю воротничка, причем оба они вдаются в пузырек (см. разрез, рис. 20), то, очевидно, всякому животному очень трудно выбраться, раз оно попало в плен, и, повидимому, им никогда не удается ускользнуть. Чтобы показать, как плотно прилегает край, можно упомянуть, что мой сын нашел одну Daphnia, которая всунула

одно из своих щупалец в щель, и оно оставалось защемленным целый день. В трех-четырех случаях я видел длинных узких личинок, мертвых и живых, зажатых между углом клапана и воротничком, причем половина их тела находилась внутри пузырька, а половина снаружи.

Так как мне было очень трудно понять, каким способом такие крошечные и слабые животные, как те, которые часто попадаются, могут пробить себе путь в пузырьки, я сделал много опытов, чтобы узнать, как это происходит. Свободный край клапана отгибается так легко, что мы не чувствуем сопротивления при введении иглы или тонкой щетинки. Тонкий человеческий волос, который я укрепил в ручку и отрезал настолько, что он торчал едва на $^1/_4$ дюйма, входил с некоторыми затруднениями; более длинный кусочек гнулся, но не входил. Три раза я клал крошечные частицы синего стекла (которые легко можно было различить) на клапаны под водою; когда я осторожно пробовал передвинуть их иглою, они исчезали так внезапно, что я не мог проследить, что произошло, и думал, что я сбросил их прочь; но, когда я осматривал пузырьки, частицы оказывались внутри их. То же самое наблюдал мой сын, помещая маленькие кубики древесины самшита (около $^1/_{60}$ дюйма, 0,423 мм) на несколько клапанов; три раза, пока он их клал или осторожно передвигал на другое место, клапан внезапно открывался, и кусочки поглощались.[39] Когда же он помещал подобные кусочки дерева на другие клапаны и некоторое время передвигал их, они не входили. Затем я положил частицы синего стекла на три клапана и чрезвычайно мелкие кусочки наскобленного свинца на два другие клапана; в течение 1—2 часов ни один не вошел, но через 2—5 часов все пять попали внутрь. Одна из частиц стекла имела форму длинного осколка, который лежал вкось одним концом на клапане; через несколько часов оказалось, что он застрял наполовину внутри пузырька и наполовину снаружи, причем край клапана плотно прилегал всюду вокруг осколка, кроме одного угла, где осталось небольшое открытое пространство. Подобно вышеупомянутым личинкам, осколочек засел так крепко, что когда я оторвал пузырек от ветви и потряс его, осколок все-таки не выпал. Мой сын положил также на три клапана маленькие кубики (около $^1/_{65}$ дюйма, 0,391 мм) древесины самшита, которые были как раз настолько тяжелы, что тонули в воде. Он осмотрел клапаны через 19 часов 30 минут, и кусочки лежали еще на клапанах; но через 22 часа 30 минут один из них оказался внутри пузырька. Здесь можно упомянуть, что я нашел в пузырьке одного росшего на воле растения песчинку, а в другом пузырьке три песчинки; вероятно, они как-нибудь случайно попали на клапаны, а затем вошли, подобно частицам стекла.

Медленное сгибание клапана под тяжестью частиц стекла и даже древесины самшита, хотя их сильно поддерживает вода, вероятно, аналогично медленному сгибанию коллоидальных веществ. Например, я клал на узкие полоски из влажной желатины в различных местах частицы стекла; пластинки поддавались и чрезвычайно медленно сгибались. Гораздо труднее понять, почему осторожное передвигание частицы с одной части клапана на другую заставляет его внезапно раскрываться. Чтобы узнать, одарены ли клапаны раздражимостью, я царапал поверхности некоторых клапанов иглою или проводил по ним тонкою кистью из верблюжьего волоса, подражая движениям при ползании маленьких ракообразных, но клапан не открывался. Прежде

чем проводить по ним кистью, я держал несколько пузырьков некоторое время в воде при температуре между 80 и 130° F (26,6—54,4° C), так как, если судить по широко распространенным аналогичным явлениям, пузырьки от этого должны были стать более чувствительными к раздражению, или же нагревание само по себе могло вызвать движение; однако реакции не получилось. Из этого мы можем заключить, что животные при входе просто сами пробивали себе путь через щелеобразное отверстие; их головы служат при этом клином. Но я удивляюсь, что такие мелкие и слабые существа, какие часто попадаются (например, Nauplius ракообразных и Tardigrada), находят силы пробиться: мы видели, что было трудно вдвинуть кусочек волоса в $^1/_4$ дюйма длиною. Тем не менее несомненно, что слабые и мелкие существа действительно проникают внутрь; м-с Трит, из Нью-Джерси, была счастливее всех других наблюдателей и часто бывала свидетельницей этого процесса у *Utricularia clandestina.** Она видела, как одна Tardigrada медленно обошла вокруг пузырька, как бы осматривая его, наконец вползла в углубление, где лежит клапан, и тогда легко проникла внутрь. Она видела также, как попадались различные мелкие ракообразные. Cypris «очень осторожен, но тем не менее часто попадается. Подойдя ко входу в пузырек, он иногда на мгновение приостанавливается и затем бросается прочь; или же подходит совсем близко и даже осмеливается немного забраться во вход, потом пятится назад, как бы испугавшись. Другие, более беспечные, открывают дверь и входят; но, едва очутившись внутри, они приходят в тревогу, втягивают ножки и щупальца и закрывают раковину». Личинки, повидимому, комаров, когда «они кормятся близ входа, почти неизбежно попадают головами в сеть, откуда нет спасения. Иногда на проглатывание крупной личинки идет 3—4 часа; этот процесс напоминает мне то, что происходит, когда крупная лягушка становится добычей маленькой змеи». Но так как клапан, повидимому, не обладает раздражимостью, медленное проглатывание, вероятно, является следствием поступательного движения личинки.

Трудно догадаться, что может привлекать такое множество существ — плотоядных и травоядных ракообразных, червей, Tardigrada, различных личинок — и заставлять их входить в пузырьки. М-с Трит говорит, что только что упомянутые личинки питаются растительной пищей и что им, повидимому, особенно нравятся длинные щетинки, окружающие клапан; но такое предпочтение не объясняет, почему входят ракообразные, питающиеся животною пищей. Может быть, мелкие водные животные в поисках за пищей или приютом вообще пытаются войти во всякое маленькое отверстие, вроде того, которое находится между клапаном и воротничком. Невероятно, чтобы замечательная прозрачность клапана являлась обстоятельством случайным; может быть, образуемое им светлое пятнышко является приманкою. Длинные щетинки, окружающие вход, повидимому служат той же цели. Я полагаю, что это именно так, потому что пузырьки некоторых эпифитных и болотных видов Utricularia, которые живут либо в перепутанном слое растительности, либо в илу, не имеют щетинок вокруг входа; при таких условиях последние были бы бесполезны в качестве проводников. Тем не менее у этих эпифитных и болотных видов на поверхности клапана торчат две пары щетинок, как и у вод-

* «New York Tribune», перепечатано в «Gard. Chron.», 1875, стр. 303.

ного вида; вероятно, назначение их — препятствовать слишком крупным животным насильственно пробиваться в пузырек и таким образом разрывать отверстие.

Так как при благоприятных обстоятельствах большинству пузырьков удается поймать добычу (в одном случае было целых десять ракообразных); так как клапан отлично приспособлен к впуску животных и препятствует их выходу и так как внутренность пузырька, выстланная бесчисленными четырехлопастными и двулопастными выступами, имеет столь своеобразное строение, то невозможно сомневаться, что растение специально приспособлено к ловле добычи. Судя по аналогии с Pinguicula, принадлежащей к тому же семейству, я, конечно, ожидал, что пузырьки переваривают свою добычу; но этого не бывает, и растения не имеют железок, приспособленных к выделению соответствующей жидкости. Тем не менее для проверки способности к пищеварению я вдвинул через отверстие в пузырьки сильных растений крошечные кусочки жареного мяса, три маленьких кубика белка и три кубика хряща. Я оставил их внутри на срок от одного до трех дней, затем разрезал пузырьки; но ни на одном из вышеупомянутых веществ не было видно ни малейших признаков переваривания или растворения: углы кубиков оставались попрежнему отчетливыми. Я производил эти наблюдения после опытов над Drosera, Dionaea, Drosophyllum и Pinguicula; поэтому мне был знаком вид этих веществ в ранней и конечной стадии переваривания. Итак, позволительно заключить, что Utricularia не может переваривать животных, которых обыкновенно ловит.[40]

В большей части пузырьков пойманные животные так сильно разлагаются, что образуют беднобурую рыхлую массу, а их хитиновые оболочки становятся такими нежными, что с величайшей легкостью распадаются на части. Черный глазной пигмент сохраняется лучше всех других частей. Ножки, челюсти и т. д. часто оказываются совершенно отделенными; я предполагаю, что эти части отрываются вследствие тщетных усилий, делаемых животными, которые попадаются позднее. Иногда я удивлялся относительно малому количеству пойманных животных, находившихся еще в свежем состоянии, сравнительно с числом животных, совершенно разложившихся. М-с Трит говорит по поводу вышеупомянутых личинок, что «обыкновенно до истечения двух дней после поимки крупной личинки жидкое содержимое пузырьков начинает принимать мутный или грязный вид и часто становится таким густым, что очертания животного делаются неразличимыми». Это сообщение дает повод предполагать, что пузырьки выделяют какой-то фермент, ускоряющий процесс разложения. В этом предположении нет ничего невероятного, так как мясо после десятиминутного вымачивания в воде, смешанной с млечным соком дынного дерева, становится очень нежным и скоро переходит, по замечанию Броуна в его «Natural History of Jamaica», в гнилостное состояние.

Ускоряется ли разложение попавших в плен животных каким-либо способом или нет, но достоверно то, что четырехлопастные и двулопастные выступы поглощают из них вещество. Чрезвычайная нежность оболочки, из которой состоят эти выступы, и большая поверхность, которую они собою представляют, тесно сидя в огромном числе по всей внутренней поверхности пузырька, являются условиями, благоприятными для процесса поглощения. Я вскрывал много совершенно чистых

пузырьков, которые ни разу не поймали добычи, и с объективом № 8 Гартнака ничего не мог различить внутри нежной бесструктурной протоплазмы, выстилающей лопасти, кроме находившейся в каждой из них отдельной желтоватой частицы или видоизмененного ядра. Иногда в лопастях находились по две или даже по три таких частицы; но в этом случае обыкновенно можно было заметить следы разлагающегося вещества. Напротив, в пузырьках, содержавших одно крупное или несколько мелких разложившихся животных, выступы имели совершенно иной вид. Я тщательно осмотрел шесть таких пузырьков; в одном находилась длинная свернувшаяся личинка, в другом — одно крупное низшее ракообразное, в остальных — от двух до пяти более мелких; все они разложились. В этих шести пузырьках большое число четырехлопастных выступов содержало прозрачные, часто желтоватые, более или менее слитные шарообразные или неправильные комочки вещества. Впрочем, некоторые из выступов содержали только мелкозернистое вещество, частицы которого были так малы, что их нельзя было ясно различить с № 8 Гартнака. Нежный слой протоплазмы, выстилающей их стенки, в некоторых случаях немного съежился.[41] В трех случаях я следил за вышеупомянутыми мелкими комочками вещества и зарисовывал их через короткие промежутки времени; они несомненно изменяли положение по отношению друг к другу и к стенкам лопастей. Отдельные комочки иногда сливались и затем снова делились. Случалось, что один комочек выпускал из себя отросток, который через некоторое время отделялся. Итак, не могло быть сомнения в том, что эти комочки состояли из протоплазмы. Принимая во внимание, что я осмотрел также тщательно много чистых пузырьков и что они не имели подобного вида, мы можем быть уверены, что протоплазма в вышеприведенных случаях образовалась вследствие поглощения азотистого вещества из разлагающихся животных. В двух-трех других пузырьках, которые показались мне сперва совсем чистыми, при внимательных поисках я нашел небольшое число выступов, внешние стороны которых были немного запачканы бурым веществом; это показывало, что было поймано и разложилось какое-то крошечное животное. В этом месте лопасти содержали очень малое число более или менее шарообразных, образовавшихся от аггрегации комочков, а в других частях пузырьков выступы были пусты и прозрачны. С другой стороны, нужно указать, что в трех пузырьках, которые содержали мертвых ракообразных, выступы тоже были пусты. Этот факт можно объяснить тем, что животные недостаточно разложились, или тем, что протоплазма не успела еще образоваться, или тем, что она после всосалась и была перенесена в другие части растения. Впоследствии мы увидим, что у трех или четырех других видов Utricularia четырехлопастные выступы, которые соприкасались с разлагающимися животными, тоже содержали образовавшиеся вследствие аггрегации комочки протоплазмы.[42]

О поглощении некоторых жидкостей четырехлопастными и двулопастными выступами.— Я поставил эти опыты, чтобы узнать, окажут ли некоторые жидкости, повидимому, пригодные для этой цели, такое же действие на выступы, как поглощение разложившегося вещества. Однако такие опыты кропотливы: недостаточно просто положить веточку в жидкость, потому что клапан закрывается очень плотно, и если жидкость и проникает внутрь, то, повидимому, не скоро. Даже когда я вставлял в отверстие щетинки, тонкий, гибкий край клапана в несколь-

ких случаях так плотно облегал их, что жидкость, повидимому, не проникала внутрь; следовательно, опыты, произведенные по этому способу, сомнительны, и их не стоит приводить. Лучше всего было бы прокалывать пузырьки, но мне это пришло в голову слишком поздно, если не считать нескольких случаев. Однако во всех таких опытах нельзя поручиться наверное, что пузырек, хотя и прозрачный, не содержит какого-нибудь крошечного животного в последней стадии разложения. Поэтому я производил большинство своих опытов, разрезая пузырьки вдоль на две части. Я осматривал четырехлопастные выступы с № 8 Гартнака, потом смачивал их под покровным стеклышком несколькими каплями испытуемой жидкости, держал их во влажной камере и снова осматривал через определенные промежутки времени при том же увеличении.

Сначала я произвел контрольный опыт с четырьмя пузырьками, по только что описанному методу, в растворе гумми-арабика (одна часть на 218 частей воды) и с двумя пузырьками в растворе сахара (одна часть на 437 частей воды); в обоих случаях через 21 час в четырехлопастных выступах не было заметной перемены. Затем я смочил точно так же четыре пузырька раствором азотнокислого аммония (одна часть на 437 частей воды) и снова осмотрел их через 21 час. В двух из этих пузырьков четырехлопастные выступы теперь представлялись наполненными очень мелкозернистым веществом, и выстилающая их протоплазма (или первичный мешочек) несколько съежилась. В третьем пузырьке четырехлопастные выступы содержали ясно различимые крупинки, а первичный мешочек немного съежился уже через 8 часов. В четвертом пузырьке первичный мешочек у большинства выступов местами содержал утолщения в форме мелких неправильных желтоватых пятнышек: судя по градациям, которые можно было проследить в этом и в других случаях, эти пятнышки, повидимому, являются началом более крупных свободных крупинок, которые заключаются внутри некоторых выступов. Другие пузырьки, которые, насколько можно было судить, ни разу не поймали добычи, были проколоты и оставлены в том же растворе на 17 часов; их четырехлопастные выступы теперь содержали очень мелкозернистое вещество.

Далее, я разрезал пузырек надвое, осмотрел его и смочил раствором углекислого аммония (одна часть на 437 частей воды). Через 8 часов 30 минут четырехлопастные выступы содержали довольно много крупинок, а первичный мешочек несколько съежился; через 24 часа четырехлопастные и двулопастные выступы содержали много шариков гиалинового вещества: в одной лопасти я насчитал двадцать четыре таких шарика умеренной величины. Два разрезанных пополам пузырька, предварительно пролежавшие 21 час в растворе гумми (одна часть на 218 частей воды) и не обнаружившие действия, были смочены раствором углекислого аммония; у обоих пузырьков четырехлопастные выступы изменились приблизительно так же, как сейчас было описано,— один только через 9 часов, а другой — через 24 часа. Два пузырька, повидимому, ни разу не поймавшие добычи, были проколоты и помещены в раствор; через 17 часов я осмотрел четырехлопастные выступы одного из них и нашел их слегка помутневшими; у четырехлопастных выступов другого пузырька, осмотренного через 45 часов, первичные мешочки более или менее съежились и содержали утолщения в виде желтоватых пятнышек, подобных тем, какие появляются от действия азотнокислого аммония. Я оставил несколько неповрежденных пузырьков в том же растворе, а также в более слабом (одна часть на 1750 частей воды, или 1 гран на 4 унции); через 2 дня четырехлопастные выступы более или менее помутнели, и их содержимое стало мелкозернистым; но я не знаю, вошел ли раствор через отверстие или был поглощен извне.

Два разрезанных надвое пузырька были смочены раствором мочевины (одна часть на 218 частей воды), но, употребляя этот раствор, я позабыл, что он пробыл несколько дней в теплой комнате и что поэтому, вероятно, образовался аммиак; как бы то ни было, через 21 час четырехлопастные выступы обнаружили такое же действие, как при употреблении раствора углекислого аммония: первичный мешочек образовал утолщения в форме пятнышек, которые, повидимому, постепенно переходили в отдельные крупинки. Я смочил также три разрезанных пузырька свежим раствором мочевины прежней крепости; через 21 час их четырехлопастные выступы обнаружили гораздо более слабую реакцию, чем в первом случае. Тем не менее первичный мешочек в некоторых лопастях немного съежился, а в других разделился на два почти симметричных мешочка.

Три разрезанных надвое пузырька после осмотра были смочены загнившим и зловонным настоем сырого мяса. Через 23 часа четырехлопастные и двулопастные выступы во всех трех препаратах изобиловали крошечными гиалиновыми шарообразными комочками; местами первичные мешочки немного съежились. Три разрезанных надвое пузырька были также смочены свежим настоем сырого мяса; к моему удивлению, через 23 часа четырехлопастные выступы одного из них представлялись мелкозернистыми, причем их первичные мешочки несколько съежились и были испещрены утолщениями в форме желтоватых пятнышек; итак, действие было одинаково с действием загнившего настоя или аммиачных солей. Во втором пузырьке некоторые четырехлопастные выступы обнаружили подобное же действие, хотя в очень слабой степени, тогда как в третьем пузырьке не было заметно никакой реакции.

Из этих опытов ясно, что четырехлопастные и двулопастные выступы обладают способностью поглощать углекислый и азотнокислый аммоний и какое-то вещество из загнившего мясного настоя. Я выбрал для опыта аммиачные соли потому, что они, как известно, быстро образуются при разложении животного вещества в присутствии воздуха и воды и, следовательно, образуются внутри пузырьков, содержащих пойманную добычу. Действие этих солей и загнившего настоя сырого мяса на выступы отличается от действия, производимого разлагающимися, естественно пойманными животными, только тем, что получившиеся вследствие аггрегации комочки протоплазмы в последнем случае крупнее; но мелкие крупинки и маленькие гиалиновые шарики, происшедшие от действия растворов, вероятно, слились бы в более крупные комочки с течением времени. Мы видели при описании Drosera, что действие слабого раствора углекислого аммония на клеточное содержимое прежде всего сказывается в образовании мельчайших крупинок, которые впоследствии собираются в более крупные, более или менее округленные комочки, и что крупинки в слое протоплазмы, текущем вокруг стенок, в конце концов сливаются с этими комочками. Однако изменения такого рода гораздо быстрее происходят у Drosera, чем у Utricularia. Так как пузырьки не обладают способностью переваривать белок, хрящ или жареное мясо, то я был удивлен, что из свежего настоя сырого мяса поглощалось вещество, по крайней мере — в одном случае. Принимая во внимание то, что мы сейчас узнаем относительно железок, окружающих отверстие, я был также удивлен тем, что свежий раствор мочевины оказал лишь умеренное действие на четырехлопастные выступы.

Так как четырехлопастные выступы развиваются из сосочков, которые сначала похожи на сосочки, находящиеся с внешней стороны пузырьков и на поверхностях листьев, то здесь следует указать,

что две полукруглые клетки, которыми оканчиваются эти последние сосочки и которые в естественном состоянии бывают совершенно прозрачны, тоже поглощают углекислый и азотнокислый аммоний. После 23-часового пребывания в растворах обеих этих солей (одна часть на 437 частей воды) их первичные мешочки немного съежились, приобрели бледнобурый оттенок и местами сделались мелкозернистыми. Тот же результат наступил при погружении целой веточки почти на три дня в раствор углекислой соли (одна часть на 1750 частей воды). Зерна хлорофилла в клетках листьев на этой веточке тоже во многих местах подверглись аггрегации, образовав маленькие зеленые комочки, которые часто были связаны между собою тончайшими нитями.

О поглощении некоторых жидкостей железками на клапане и воротничке.— Железки вокруг отверстий у пузырьков, которые еще молоды или долго пробыли в довольно чистой воде, бесцветны, а их первичные мешочки лишь слабо или совсем не зернисты. Но у большинства растений в природных условиях (а следует помнить, что они обыкновенно растут в очень гнилой воде) и у растений, живущих в аквариуме в гнилой воде, бо́льшая часть железок имела бледный буроватый оттенок; их первичные мешочки более или менее съеживаются и иногда разрываются, причем содержимое часто бывает крупнозернистым или вследствие аггрегации образует маленькие комочки. Я не сомневаюсь, что подобное состояние железок зависит от поглощения ими вещества из окружающей воды, ибо, как мы сейчас увидим, почти такие же результаты наступают от погружения железок на несколько часов в различные растворы. Мало вероятно также, чтобы это поглощение являлось бесполезным, ввиду того, что оно почти всегда происходит у растений, растущих на воле, кроме тех случаев, когда вода особенно чиста.

Ножки железок, расположенных как раз у щелеобразного отверстия, на клапане и на воротничке, коротки, тогда как ножки более отдаленных железок очень длинны и направлены внутрь. Итак, размещение железок как раз приноровлено к тому, чтобы всякая жидкость, выходящая из пузырька, обмывала их. Клапан, судя по результатам погружения неповрежденных пузырьков в различные растворы, прилегает так плотно, что сомнительно, выходит ли вообще загнившая жидкость наружу. Но следует помнить, что в пузырек попадается не одно животное и что каждый раз, когда входит новое животное, струя гнилой воды должна выходить наружу и обмывать железки. Кроме того, я несколько раз замечал, что если осторожно сжимать пузырьки, содержащие воздух, крошечные пузырьки воздуха выступают из отверстия, а если положить пузырек на пропускную бумагу и осторожно надавить его, высачивается вода. В последнем случае, как только давление ослабевает, воздух поступает внутрь, и пузырек принимает прежнюю форму. Если его теперь погрузить в воду и снова осторожно нажать, крошечные пузырьки воздуха выходят из отверстия, но более нигде не показываются; следовательно, стенки пузырька не были разорваны. Я упоминаю об этом потому, что Кон цитирует указание Тревирануса, будто нельзя выгнать воздух из пузырька, не разорвав его. Итак, мы можем заключить, что всякий раз, когда внутри пузырька, уже наполненного водою, скопляется воздух, некоторое количество воды медленно выходит через отверстие. Поэтому я почти уверен, что

многочисленные железки, тесно сидящие вокруг отверстия, приспособлены к поглощению вещества из гнилой воды, которая иногда выступает из пузырьков, где находятся разложившиеся животные.

Для проверки этого заключения я производил над железками опыты с различными растворами. Как и в опытах над четырехлопастными выступами, я употреблял аммиачные соли, потому что они образуются при конечном разложении животного вещества под водою. К несчастью, нельзя тщательно осмотреть железки, пока они прикреплены к пузырькам в неповрежденном виде. Поэтому я срезал верхушки пузырьков, в том числе клапан, воротничок и щупальца, и исследовал железки; затем я смачивал их растворами под покровным стеклышком и спустя некоторое время снова осматривал их при прежнем увеличении, именно с № 8 Гартнака. По такому методу были произведены следующие опыты.

Для контрольного опыта я сначала взял растворы рафинада и гумми (одна часть на 218 частей воды), чтобы посмотреть, произведут ли они какое-нибудь изменение в железках. Необходимо было также посмотреть, не пострадали ли железки от того, что верхушки пузырьков были отрезаны. Я сделал такие опыты с верхушками четырех пузырьков; одну я осмотрел через 2 часа 30 минут, а три остальные — через 23 часа, но ни у одной из них в железках не произошло заметного изменения.

Две верхушки, несшие совершенно бесцветные железки, были смочены раствором углекислого аммония той же крепости (т. е. одна часть на 218 частей воды), и через 5 минут первичные мешочки у большинства железок несколько сократились; они образовали также утолщение в форме пятнышек или комочков и приняли бледнобурый оттенок. При новом осмотре через 1 час 30 минут большая часть их представляла несколько иной вид. Третий препарат был смочен более слабым раствором углекислой соли (одна часть на 437 частей воды), и через 1 час железки стали бледнобурыми, причем они содержали многочисленные крупинки.

Четыре верхушки были смочены раствором азотнокислого аммония, одна часть на 437 частей воды. Я осмотрел одну из них через 15 минут; железки, повидимому, уже обнаружили реакцию; через 1 час 10 минут произошло более резкое изменение: первичные мешочки в большинстве железок несколько съежились и содержали много крупинок. У второго препарата первичные мешочки значительно съежились и стали буроватыми через 2 часа. Я заметил подобное же действие в двух других препаратах, но осмотрел их только по прошествии 21 часа. Ядра многих железок, повидимому, увеличились. С веточки, долго пробывшей в довольно чистой воде, было срезано и осмотрено пять пузырьков: их железки оказались очень мало измененными. Остаток этой веточки был помещен в раствор азотнокислой соли, и через 21 час я осмотрел два пузырька: все их железки стали буроватыми, причем их первичные мешочки несколько съежились и сделались мелкозернистыми.

Верхушка еще одного пузырька, железки которого находились в совершенно прозрачном состоянии, была смочена несколькими каплями смешанных растворов азотнокислого и фосфорнокислого аммония (одна часть на 437 частей воды). Через 2 часа небольшое число железок сделалось буроватым. Через 8 часов почти все продолговатые железки побурели и стали гораздо мутнее прежнего; их первичные мешочки несколько съежились и содержали небольшое количество зернистого вещества, образовавшегося вследствие аггрегации. Шарообразные железки были еще белы, но их первичные мешочки разбились на три-четыре мелких гиалиновых шарика, причем в середине основной части находилась неправильно сократившаяся масса. Эти более мелкие шарики в течение нескольких часов изменили форму, а некоторые из них исчезли. К следующему утру, через 23 часа 30 минут все они исчезли, а железки сделались бурыми; их первичные мешочки образовали теперь

в середине шарообразную спавшуюся массу. Первичные мешочки продолговатых железок съежились очень мало, но их содержимое подверглось некоторой аггрегации. Наконец, верхушка пузырька, который до этого смачивался 21 час раствором сахара (одна часть на 218 частей воды) и не обнаружил действия, была смочена теперь вышеупомянутым смешанным раствором: через 8 часов 30 минут все железки побурели, и их первичные мешочки слегка съежились.

Четыре верхушки были смочены загнившим настоем сырого мяса. В течение нескольких часов в железках нельзя было заметить никакой перемены, но через 24 часа они по большей части стали буроватыми, менее прозрачными и более зернистыми, чем ранее. В этих препаратах, а также в тех, которые были смочены аммиачными солями, размеры и плотность ядер, повидимому, увеличились, но я не измерял их. Далее, пять верхушек были смочены свежим настоем сырого мяса; три из них в течение 24 часов не обнаружили никакого действия, но железки остальных двух, может быть, сделались более зернистыми. Один из препаратов, которые не уступили действию, был затем смочен смешанным раствором азотнокислого и фосфорнокислого аммония; уже через 25 минут железки содержали от четырех-пяти до дюжины крупинок. Спустя еще 6 часов их первичные мешочки очень съежились.

Я осмотрел верхушку одного пузырька, и все железки оказались бесцветными, причем их первичные мешочки нисколько не съежились; однако многие продолговатые железки содержали крупинки, едва различимые при помощи № 8 Гартнака. Затем препарат был смочен несколькими каплями раствора мочевины (одна часть на 218 частей воды). Через 2 часа 25 минут шарообразные железки еще оставались бесцветными, тогда как продолговатые и двулопастные приобрели буроватый оттенок, а их первичные мешочки очень съежились, причем некоторые из них содержали ясно различимые крупинки. Через 9 часов некоторые шарообразные железки сделались буроватыми, а продолговатые железки изменились еще сильнее, но содержали меньшее число отдельных крупинок; напротив, их ядра казались более крупными, как будто они поглотили крупинки. Через 23 часа все железки были буры, их первичные мешочки сильно съежились и во многих случаях порвались.

Затем я произвел опыт над пузырьком, который уже несколько изменился под действием окружающей воды, ибо у шарообразных железок, хотя и бесцветных, первичные мешочки немного съежились, а продолговатые железки были буроваты, причем их мешочки съежились сильно, но неправильно. Я смочил верхушку раствором мочевины, но через 9 часов реакция оказалась слабой; тем не менее, через 23 часа шарообразные железки побурели, а их мешочки съежились сильнее; некоторые другие железки побурели еще больше, причем их мешочки сократились в неправильные комочки.

Две другие верхушки, железки которых были бесцветны, а мешочки не съежились, были смочены тем же раствором мочевины. Через 5 часов многие железки приобрели бурый оттенок, и их мешочки слегка съежились. Через 20 часов 40 минут небольшое число железок сделалось совсем бурым и содержало неправильные комочки, образовавшиеся вследствие аггрегации; другие железки еще оставались бесцветными, хотя их мешочки съежились, но большинство железок не обнаружило сильной реакции. Этот случай был хорошим примером того, как неравномерно иногда сказывается действие раствора на железках одного и того же пузырька; это часто случается также с растениями, живущими в испорченной воде. Две другие верхушки были смочены раствором, простоявшим несколько дней в теплой комнате, и при осмотре через 21 час в их железках не обнаружилось никаких изменений.

Затем я произвел опыт с более слабым раствором мочевины (одна часть на 437 частей воды) над шестью верхушками; все они были внимательно осмотрены

перед смачиванием. Первую из них я осмотрел вторично через 8 часов 30 минут; железки, в том числе и шарообразные, были бурыми; у многих продолговатых железок первичные мешочки сильно съежились и содержали крупинки. Вторая верхушка перед смачиванием несколько изменилась под действием окружающей воды, так как продолговатые железки имели не совсем одинаковый вид; небольшое число продолговатых железок было бурым, и их первичные мешочки съежились. Те продолговатые железки, которые сначала были бесцветными, побурели через 3 часа 12 минут после смачивания, причем их первичные мешочки слегка съежились. Шарообразные железки не побурели, но на вид их содержимое казалось изменившимся; через 23 часа они изменились еще сильнее и сделались зернистыми. Большая часть продолговатых железок теперь сделалась темнобурой, но их железки не очень съежились. Остальные четыре препарата были осмотрены через 3 часа 30 минут, через 4 часа и 9 часов; достаточно вкратце описать их состояние. Шарообразные железки не побурели, но некоторые из них были мелкозернистыми. Многие продолговатые железки побурели; у последних, а также у других, которые оставались еще бесцветными, первичные мешочки более или менее съежились; некоторые мешочки содержали мелкие комочки вещества, образовавшиеся вследствие аггрегации.

Краткий обзор наблюдений над поглощением. — Вышеизложенные факты не оставляют никаких сомнений в том, что железки различной формы на клапане и вокруг воротничка обладают способностью поглощать вещество из слабых растворов некоторых аммиачных солей, мочевины и из загнившего настоя сырого мяса. Проф. Кон полагает, что железки выделяют слизистое вещество, но я не мог заметить никаких признаков такого явления, за исключением того, что после погружения железок в алкоголь иногда можно было видеть чрезвычайно тонкие линии, лучеобразно расходившиеся от их поверхности. Поглощение проявляется в железках различно: они часто приобретают бурый цвет; иногда они содержат очень мелкие крупинки или зерна умеренной величины, или образовавшиеся вследствие аггрегации неправильные комочки; иногда размеры ядер как бы увеличиваются; первичные мешочки обыкновенно более или менее съеживаются и иногда разрываются.

В железках тех растений, которые живут и благоденствуют в испорченной воде, можно наблюдать совершенно такие же изменения. На шарообразных железках действие обыкновенно сказывается несколько иначе, чем на продолговатых и двулопастных. Первые не так часто буреют и медленнее поддаются действию. Отсюда мы можем заключить, что их естественные отправления несколько различны.

Замечательно, как различно действует испорченная вода, в которой живут растения, и растворы, которые я употреблял, на железки пузырьков одной и той же веточки и даже на одинаковые железки одного и того же пузырька. Я предполагаю, что в первом случае это различие в действии зависит либо от того, что мелкие струйки к одним железкам приносят вещество, а к другим — нет, либо же от неизвестного различия в их строении. Когда раствор действует на железки одного и того же пузырька неодинаково, мы можем предполагать, что некоторые из них уже раньше поглотили небольшое количество вещества из воды. Как бы то ни было, мы видели, что железки одного и того же листа у Drosera иногда очень неравномерно поддаются действию, особенно при опытах с некоторыми парами.

Если смочить одним из хорошо действующих растворов железки, которые уже побурели и у которых первичные мешочки съежились, они не обнаруживают реакции или реагируют лишь слабо и медленно. Однако, если железка содержит только небольшое число крупных зернышек, это не препятствует действию раствора. Я ни разу не наблюдал такого явления, которое хотя бы отдаленно указывало на то, что железки, испытавшие сильное действие при поглощении какого-либо вещества, могут возвращаться к своему первоначальному, бесцветному и однородному состоянию и восстанавливать свою способность к поглощению.

Судя по характеру растворов, с которыми были сделаны опыты, я предполагаю, что железки поглощают азот; но ни я, ни мой сын ни разу не видели, чтобы измененное, буроватое, более или менее спавшееся и испытавшее агрегацию содержимое продолговатых железок подвергалось произвольным изменениям формы, характерным для протоплазмы. С другой стороны, содержимое более крупных шарообразных железок часто делилось на мелкие гиалиновые шарики или неправильные комочки, которые очень медленно изменяли форму и, наконец, сливались, образуя в центре спавшуюся массу. Каков бы ни был характер содержимого этих разнородных железок после того, как они подвергнутся действию испорченной воды или одного из азотистых растворов, вероятно, полученное таким путем вещество полезно растению и, в конце концов, переносится в другие части.

Повидимому, железки поглощают быстрее, чем четырехлопастные и двулопастные выступы; согласно с вышеизложенным взглядом, а именно, что они поглощают вещество из гнилой воды, которую иногда выпускают пузырьки, они и должны реагировать быстрее выступов, так как последние находятся в постоянном соприкосновении с пойманными и разлагающимися животными.

Наконец, после вышеизложенных опытов и наблюдений мы приходим к тому заключению, что пузырьки не имеют способности переваривать живое вещество, хотя свежий настой сырого мяса, повидимому, оказывает некоторое действие на четырехлопастные выступы. Несомненно, что выступы внутри пузырьков и железки на наружной стороне поглощают вещество из аммиачных солей, из загнившего настоя сырого мяса и из мочевины. Повидимому, раствор мочевины действует сильнее на железки, чем на выступы, а настой сырого мяса — слабее. Пример мочевины особенно интересен, так как мы видели, что она не действует на Drosera, листья которой приспособлены к перевариванию свежего животного вещества. Но важнее всего тот факт, что у настоящего и следующего видов четырехлопастные и двулопастные выступы у тех пузырьков, которые заключают в себе разложившихся животных, обыкновенно содержат маленькие комочки произвольно движущейся протоплазмы, тогда как в совершенно чистых пузырьках никогда нельзя видеть таких комочков.

Развитие пузырьков.— Мой сын и я потратили много времени на этот вопрос без большого успеха. Наши наблюдения относятся к настоящему виду и к *Utricularia vulgaris*, но были произведены главным образом над последней, так как ее пузырьки вдвое больше, чем у *Utricularia neglecta*. В начале осени стебли оканчиваются крупными почками, которые отпадают и лежат всю зиму в покое на дне. Молодые листья, составляющие эти почки, несут пузырьки в различных ранних стадиях развития. Когда пузырьки у *Utricularia vulgaris* имеют около

$^1/_{100}$ дюйма (0,254 мм) в поперечнике (или $^1/_{200}$ у *Utricularia neglecta*), они имеют круглую форму и узкое, почти замкнутое поперечное отверстие, ведущее в полость, наполненную водой; но пузырьки бывают полыми, когда имеют гораздо меньше $^1/_{100}$ дюйма в диаметре. Отверстия обращены внутрь или к оси растения. В этом раннем возрасте пузырьки приплюснуты в той плоскости, в которой лежит отверстие, и, следовательно, под прямым углом к приплюснутой поверхности зрелых пузырьков. С наружной стороны они покрыты сосочками разных размеров, из которых многие имеют овальные очертания. Пучок сосудов, состоящих из простых удлиненных клеток, восходит по короткому черешку и делится у основания пузырька. Одна ветвь достигает середины спинной поверхности, а другая — середины брюшной поверхности. У взрослых пузырьков брюшной пучок делится под самым воротничком, и две его ветви идут по обеим сторонам почти до того места, где углы клапана соединяются с воротничком; но я не мог увидеть этих ветвей в очень молодых пузырьках.

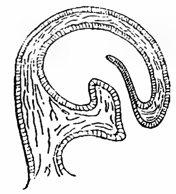


Рис. 23. *Utricularia vulgaris*

Продольный разрез через молодой пузырек, в $^1/_{100}$ дюйма длиною отверстие которого широко открыто.

На прилагаемом рисунке (рис. 23) изображен разрез, случайно оказавшийся как раз медиальным и прошедший вдоль черешка и между закладывающимися щупальцами у пузырька *Utricularia vulgaris* ($^1/_{100}$ дюйма в диаметре). Этот экземпляр был мягок, и молодой клапан отделился от воротничка сильнее, чем ему свойственно; в таком виде он и изображен. Здесь мы ясно видим, что клапан и воротничок являются завернутыми внутрь продолжениями стенок пузырька. Даже в этом раннем возрасте на клапане можно было различить железки. Состояние четырехлопастных выступов сейчас будет описано. Щупальца в этом периоде состоят из крошечных клеточных возвышений (которые не показаны на вышеприведенном рисунке, так как они не лежат в средней плоскости), на которых вскоре показываются зачаточные щетинки. В пяти случаях молодые щупальца были не совсем одинаковой длины: этот факт понятен, если справедливо мое предположение, что щупальца представляют собою две доли листа, выходящие из конца пузырька; ибо у настоящих листьев, пока они еще молоды, по моим наблюдениям, доли никогда не расположены строго одна против другой; следовательно, они должны развиваться одна после другой, и в таком же порядке должны появляться и два щупальца.

В возрасте гораздо более раннем, когда наполовину сформировавшиеся пузырьки имеют только $^1/_{300}$ дюйма (0,0846 мм) в диаметре или немногим более, они представляют совершенно иной вид. Такой пузырек изображен на левой стороне прилагаемого рисунка (рис. 24). В этом возрасте молодые листья имеют широкие приплюснутые сегменты, а их будущие доли представляются в виде возвышений; одно из таких возвышений изображено на правой стороне. Далее, у большого числа экземпляров, осмотренных моим сыном, молодые пузырьки, казалось, состояли из верхушки и одного края с возвышением, наклонно перегнувшихся к противоположному краю. Круглая впадина между завернувшейся верхушкой и завернувшимся возвышением, повидимому, сокращается в узкое отверстие, в котором разовьются клапан и воротничок; а самый пузырек образуется от сближения противоположных краев

остальной части листа. Но этому взгляду можно противопоставить веские возражения, так как в этом случае мы должны предположить, что клапан и воротничок симметрично развиваются из боков верхушки и возвышения. Кроме того, пучки сосудистой ткани должны образоваться в направлениях, совершенно несообразных с первоначальной формой листа. Пока мы не докажем, что существуют переходы между этим наиболее ранним состоянием и молодым, но законченным пузырьком, вопрос остается неясным.

Так как четырехлопастные и двулопастные выступы представляют одну из наиболее существенных особенностей этого рода, я внимательно следил за их развитием у *Utricularia neglecta*. У пузырьков, имеющих около $^1/_{100}$ дюйма в диаметре, внутренняя поверхность усеяна сосочками, которые выходят из мелких клеток в месте соединения их с более крупными. Эти сосочки состоят из нежного конического возвышения, которое суживается в очень короткую ножку, несущую наверху две крошечные клетки. Таким образом, эти сосочки занимают такое же относительное положение, как сосочки на наружной стороне пузырьков и на поверхности листьев, и очень их напоминают, за исключением того, что они имеют меньшие размеры и несколько более выступают. Две концевые клетки сосочков сначала сильно вытягиваются в направлении, параллельном внутренней поверхности пузырька. Далее, каждая клетка делится продольной перегородкой. Вскоре образовавшиеся таким путем две половины клетки отделяются одна от другой: теперь мы имеем четыре клетки, или заложившийся четырехлопастный выступ. Так как для двух новых клеток нехватает места, чтобы увеличиваться в ширину в их первоначальной плоскости, одна клетка немного соскальзывает под другую. Их способ роста теперь изменяется: вместо их верхушек продолжают расти внешние стороны. Две нижние клетки, которые немного соскользнули под две верхние, составляют более длинную и более отвесную пару выступов, между тем как две верхние клетки составляют более короткую и более горизонтальную пару; все четыре клетки вместе составляют полный четырехлопастный выступ. Между основаниями более длинных выступов еще можно видеть следы первоначального деления двух клеток на верхушках сосочков. Развитие четырехлопастных выступов весьма часто останавливается. Я видел один пузырек, в $^1/_{50}$ дюйма длиною, содержавший только первичные сосочки; другой пузырек, достигший приблизительно половины своего размера, содержал в себе четырехлопастные выступы, которые находились в ранней стадии развития.



Рис. 24. *Utricularia vulgaris*

Молодой лист из зимней почки; с левой стороны виден пузырек в самой ранней стадии развития.

Насколько я мог выяснить, двулопастные выступы развиваются совершенно так же, как четырехлопастные, за исключением того, что две первоначальные концевые клетки никогда не делятся и только увеличиваются в длину. Железки на клапане и воротничке появляются в таком раннем возрасте, что я не мог проследить их развития; однако мы имеем основания предполагать, что они развиваются из сосочков,

подобных тем, которые находятся на внешней стороне пузырька, но что при этом их концевые клетки не делятся надвое. Две доли, образующие ножки железок, вероятно, соответствуют коническому возвышению и короткой ножке четырехлопастного и двулопастного выступов. В том факте, что у *Utricularia amethystina* железки простираются по всей брюшной поверхности пузырька вплоть до черешка, я нахожу подтверждение догадке, что железки развиваются из таких же сосочков, какие находятся на внешней стороне пузырьков.

Utricularia vulgaris

Д-р Гукер прислал мне из Иоркшира живые растения. Этот вид отличается от предыдущего тем, что стебли и листья у него толще и грубее; их доли составляют друг с другом более острые углы; выемки на листьях несут три-четыре короткие щетинки вместо одной; пузырьки вдвое крупнее, т. е. имеют около $^1/_5$ дюйма (5,08 мм) в диаметре. Во всех существенных признаках пузырьки сходны с пузырьками *Utricularia neglecta*, но бока перистома, может быть, несколько более выдаются и всегда, насколько я видел, несут семь-восемь длинных многоклеточных щетинок. На каждом щупальце находятся одиннадцать длинных щетинок, считая в том числе и пару конечных. Я осмотрел пять пузырьков, содержавших ту или иную добычу. В первом находились пять Cypris, крупное усоногое и один Diaptomus; во втором — четыре Cypris; в третьем — одно довольно крупное ракообразное; в четвертом — шесть ракообразных и в пятом — десять. Мой сын осмотрел четырехлопастные выступы у пузырька, содержавшего остатки двух ракообразных, и нашел, что некоторые выступы были полны шарообразных или неправильных комочков; он видел, как эти комочки двигались и сливались. Следовательно, они состояли из протоплазмы.

Utricularia minor

Я получил этот редкий вид живым из Чешира, благодаря любезности м-ра Джона Прайса. Листья и пузырьки гораздо мельче, чем у *Utricularia neglecta.* На листьях щетинок меньше, и они короче, а пузырьки более шарообразны. Щупальца не торчат впереди пузырьков, а загнуты под клапан и вооружены двенадцатью или четырнадцатью чрезвычайно длинными многоклеточными щетинками, обыкновенно расположенными попарно. Последние, вместе с семью или восемью длинными щетинками, находящимися по обеим сторонам перистома, образуют над клапаном нечто вроде сети, которая должна препятствовать всем животным, кроме очень мелких, проникать в пузырек. Клапан и воротничок в существенных чертах построены так же, как у двух предыдущих видов; но железки несколько менее многочисленны; продолговатые железки несколько сильнее вытянуты, тогда как двулопастные вытянуты несколько меньше. Четыре щетинки, которые наклонно выступают на нижнем краю клапана, коротки. Их малая длина сравнительно с длиною щетинок на клапанах предыдущего вида понятна, если правилен мой взгляд, что их назначение—препятствовать слишком крупным животным насильственно пробивать себе путь через клапан и при этом повреждать его: клапан уже до некоторой степени защищен загнутыми внутрь щупальцами, а также боковыми щетинками. Двулопастные выступы сходны с выступами предыдущего вида; но четырехлопастные отличаются тем, что их четыре ветви (рис. 25) направлены в одну и ту

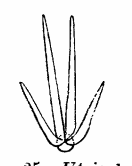


Рис. 25. *Utricularia minor*

Четырехлопастный выступ: сильно увеличено.

же сторону; две более длинные стоят посредине, а две более короткие — по бокам.

Растения были собраны в половине июля; я осмотрел содержимое пяти пузырьков, которые, судя по их непрозрачному виду, были полны добычи. В первом находилось до двадцати четырех крошечных пресноводных ракообразных, причем бóльшая часть их состояла из пустых скорлупок или содержала лишь несколько капель красного маслянистого вещества; во втором пузырьке их было двадцать; в третьем — пятнадцать; в четвертом — десять, из которых некоторые ракообразные были немного крупнее, чем обычно, а в пятом пузырьке, который представлялся битком набитым, их было только семь, но из них пять были необыкновенно крупны. Итак, если судить по этим пяти пузырькам, добыча состоит исключительно из пресноводных ракообразных, которые большей частью, повидимому, принадлежали к другим видам, чем те, которых я находил в пузырьках двух предыдущих видов. В одном пузырьке четырехлопастные выступы, соприкасавшиеся с разлагающейся массой, содержали множество шариков зернистого вещества, которые медленно изменяли форму и положение.

Utricularia clandestina

Этот североамериканский вид, который растет в воде подобно трем предыдущим, был описан м-с Трит из Нью-Джерси, превосходные наблюдения которой я уже много раз цитировал. Я еще не видел данного ею полного описания строения пузырька, но, повидимому, он выстлан четырехлопастными выступами. Огромное число пойманных животных было найдено внутри пузырьков; частью это были ракообразные, но в большинстве случаев — нежные, вытянутые личинки, вероятно Culicidae. На некоторых стеблях «до девяти пузырьков из каждого десятка содержали этих личинок или их остатки». Личинки «подавали признаки жизни в течение двадцати четырех - тридцати шести часов после того, как попадали в плен», затем они погибали.

ГЛАВА XVIII

UTRICULARIA

(Продолжение)

Utricularia montana.— Описание пузырьков на подземных корневищах.— Ловля добычи пузырьками культивируемых растений и растений на воле.— Поглощение четырехлопастными выступами и железками.— Клубни, служащие резервуарами для воды.— Различные другие виды Utricularia.— Polypompholyx.— Genlisea, иной вид ловушки для добычи.— Различные способы, которыми питаются растения.

Utricularia montana.— Этот вид живет в тропических частях Южной Америки и считается принадлежащим к эпифитам; но, судя по состоянию корней (корневищ) некоторых засушенных экземпляров из гербария в Кью, этот вид живет также в земле, вероятно,— в трещинах скал. В английских оранжереях его выращивают на торфяной почве. Леди Дороти Невилль была так любезна, что предоставила мне отличное растение, а другое я получил от д-ра Гукера. Листья цельные, а не многораздельные, как у предыдущих водных видов. Они вытянуты, имеют около 1,5 дюйма в ширину и снабжены отчетливым черешком. Растение развивает множество бесцветных корневищ, тонких, как нити, которые несут крошечные пузырьки и иногда вздуваются клубнями, как сейчас будет описано. Эти корневища вполне похожи на корни, но иногда дают зеленые ростки. Они проникают в землю иногда глубже двух дюймов; но когда растение живет как эпифит, корневища должны цепляться за мох, корни, гнилую кору и т. д., которыми густо покрыты деревья в тех странах.

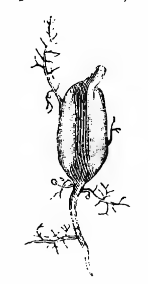


Рис. 26. *Utricualria montana*

Корневище, вздутое в клубень; ветви несут крошечные пузырьки; натуральная величина.

Так как пузырьки прикреплены к корневищам, они по необходимости находятся под землею. Растение производит пузырьки в необыкновенном изобилии. На одном из моих растений, еще молодом, их, вероятно, было несколько сотен; ибо отдельная веточка, взятая из спутанной массы, несла тридцать два пузырька, а на другой, имевшей около двух дюймов в длину (причем конец ее и одна боковая ветвь обломились), было семьдесят три пузырька.* Все пузырьки сжаты и округлены.

* Проф. Оливер изобразил экземпляр *Utricularia Jamesoniana* («Proc. Linn. Soc.», vol. IV, p. 169), имеющий цельные листья и корневища, подобно нашему настоящему виду; но края концевых половин у некоторых листьев превращены в пузырьки. Этот

причем брюшная поверхность, т. е. та, которая находится между верхушкой длинного нежного черешка и клапаном, чрезвычайно коротка (рис. 27). Они бесцветны и прозрачны, почти как стекло, так что размеры их кажутся меньше действительных; более крупные пузырьки имеют менее $^1/_{20}$ дюйма (1,27 мм) в более длинном поперечнике. Пузырьки состоят из довольно крупных угловатых клеток, в местах соединения которых выступают продолговатые сосочки, соответствующие тем, которые находятся на поверхностях пузырьков у предыдущих видов. Подобные же сосочки находятся в изобилии на корневищах и даже на цельных листьях, но на последних они несколько шире. Сосуды, снабженные поперечными параллельными утолщениями вместо спиральных, поднимаются по черешкам и едва входят в основания пузырьков; но они не раздваиваются и не доходят до спинной и брюшной поверхности, как у предыдущих видов.

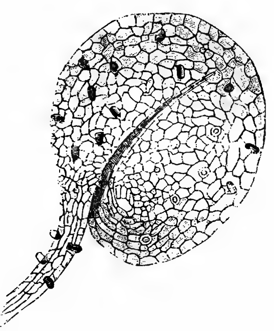


Рис. 27. *Utricularia montana*

Пузырек, увеличенный приблизительно в 27 раз.

Щупальца не особенно длинны и постепенно суживаются в тонкое острие; они заметно отличаются от описанных раньше тем, что не вооружены щетинками. Их основания так круто загибаются, что их кончики обыкновенно лежат по одному с каждого бока пузырька близ середины, но иногда — возле края. Благодаря этому их изогнутые основания образуют крышу над впадиной, где лежит клапан; но с обеих сторон всегда остается небольшой круглый вход в полость, как видно на рисунке; остается также узкий проход между основаниями двух щупалец. Так как пузырьки находятся под землею, то при отсутствии крыши земля и мусор могли бы забивать впадину, в которой лежит клапан; таким образом, изгиб щупалец приносит пользу. На наружной стороне воротничка, или перистома, нет щетинок, как у предыдущего вида.

Клапан мал и имеет очень крутой наклон; его свободный задний край упирается в полукруглый, глубоко вдающийся воротничок. Клапан довольно прозрачен и несет две пары коротких жестких щетинок, которые занимают такое же положение, как у других видов. Присутствие этих четырех щетинок, при сопоставлении с отсутствием их на щупальцах и воротничке, указывает на то, что они выполняют важную функцию, а именно, как я полагаю, они препятствуют слишком крупным животным насильственно пробиваться через клапан. Многочисленные железки различных форм, прикрепленные к клапану и вокруг воротничка у предыдущих видов, здесь отсутствуют, за исключением двулопастных или вытянутых в поперечном направлении железок, числом около двенадцати, которые расположены близ краев клапана и сидят на очень коротких ножках. Эти железки имеют только $^3/_{4000}$ дюйма (0,019 мм) в длину; несмотря на такие малые размеры, они слу-

факт ясно указывает, что пузырьки на корневищах настоящего и следующего видов являются измененными долями листа; таким образом, они соответствуют пузырькам, которые прикреплены к раздельным и плавающим листьям водных видов [Utricularia].

жат органами поглощения. Воротничок толст, неподатлив и имеет почти полукруглую форму; он состоит из такой же своеобразной буроватой ткани, как у предыдущих видов.

Пузырьки наполнены водою и иногда содержат пузырьки воздуха. Внутри их находятся довольно короткие, толстые, четырехлопастные выступы, расположенные приблизительно концентрическими рядами. Две пары лопастей, из которых они состоят, лишь немного разнятся между собой по длине и занимают своеобразное положение (рис. 28); две более длинные лопасти составляют одну линию, а две более короткие — другую, параллельную первой. Каждая лопасть содержит маленький, шарообразный комочек буроватого вещества; если раздавить этот комочек, он распадается на угловатые кусочки. Я не сомневаюсь, что эти шарики — ядра, потому что совершенно сходные с ними шарики находятся в клетках, составляющих стенки пузырьков. Двулопастные выступы, имеющие довольно короткие, овальные ветви, сидят в обычном положении на внутренней стороне воротничка.

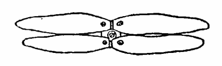


Рис. 28. *Utricularia montana*

Один из четырехлопастных выступов; сильно увеличено.

Итак, эти пузырьки по всем существенным признакам похожи на более крупные пузырьки предыдущих видов. Их главное отличие состоит в отсутствии многочисленных железок на клапане и вокруг воротничка, причем на клапане находится лишь небольшое число крошечных одинаковых железок. Более заметное отличие состоит в отсутствии длинных щетинок на щупальцах и на внешней стороне воротничка. Присутствие этих щетинок у ранее упомянутых видов, вероятно, связано с ловлею водных животных.

Меня заинтересовал вопрос, не служат ли крошечные пузырьки у *Utricularia montana*, как у предыдущих видов, для ловли животных, живущих в земле или в густой растительности, покрывающей деревья, на которых этот вид растет эпифитом; в этом случае мы имели бы новый подкласс плотоядных растений, а именно — растения, питающиеся подземной добычей. С этой целью я исследовал много пузырьков и получил следующие результаты:

(1). Маленький пузырек, менее 1/30 дюйма (0,847 мм) в поперечнике, содержал крошечный комочек бурого, сильно разложившегося вещества; в этом комочке я ясно различал под микроскопом лапку с четырьмя или пятью суставами, оканчивающуюся двойным коготком. Я предполагаю, что это был остаток какой-нибудь Thysanura. Четырехлопастные выступы, соприкасавшиеся с этим разложившимся остатком, содержали или мелкие комочки прозрачного, желтоватого вещества, обыкновенно более или менее шарообразные, или мелкие крупинки. В отдаленных частях того же пузырька выступы были прозрачны и совершенно пусты, если не считать их твердых ядер. Через короткие промежутки времени мой сын зарисовал один из вышеупомянутых образовавшихся вследствие аггрегации комочков и нашел, что комочки непрерывно изменяют форму; иногда они отделялись друг от друга и опять сливались. Очевидно, от поглощения какого-то начала из разлагающегося животного вещества образовалась протоплазма.

(2). Второй пузырек содержал еще меньшее пятнышко разложившегося бурого вещества; в смежных четырехлопастных выступах находилось вещество, образовавшееся вследствие аггрегации, совершенно как в предыдущем случае.

(3). Третий пузырек содержал более крупный, очень сильно разложившийся организм; я едва мог различить, что он был покрыт колючками или волосками.

В этом случае четырехлопастные выступы не обнаружили сильной реакции, за исключением того, что размеры ядер в различных лопастях были весьма различны; некоторые лопасти заключали в себе два комочка, сходные по внешнему виду.

(4). В четвертом пузырьке находился членистый организм,[43] потому что я ясно видел остаток членика оканчивающегося коготком. Четырехлопастные выступы не были осмотрены.

(5). В пятом пузырьке находилось много разложившегося вещества, повидимому, остатков какого-нибудь животного; но нельзя было различить никаких частей его. Четырехлопастные выступы, соприкасавшиеся с веществом, содержали много шариков протоплазмы.

(6). Я осмотрел небольшое число пузырьков на растении, полученном мною из Кью; в одном из них было червеобразное животное, очень мало разложившееся, и отчетливые остатки другого, подобного же, сильно разложившиеся. Некоторые лопасти выступов, соприкасавшихся с этими остатками, содержали два шарообразные комочка такого же вида, как отдельное твердое ядро, обыкновенно находящееся в каждой лопасти. Еще в одном пузырьке была крошечная крупинка кварца, напомнившая мне два таких же случая с *Utricularia neglecta*.

Так как мне казалось вероятным, что это растение может поймать у себя на родине больше животных, чем при искусственной культуре, я испросил разрешение срезать маленькие кусочки корневищ с высушенных экземпляров из гербария в Кью. Сначала мне не пришла мысль, что лучше всего вымачивать корневища два-три дня и что необходимо вскрывать пузырьки и раскладывать их содержимое на стекле, так как иначе нельзя хорошо различить, какого происхождения эти разложившиеся, высохшие и сморщенные остатки. Прежде всего я исследовал несколько пузырьков на растении, которое выросло на черноземе в Новой Гренаде; четыре пузырька содержали остатки животных. В первом находился волосатый Acarus, так сильно разложившийся, что от него ничего не осталось, кроме прозрачной оболочки; там была также желтая хитиновая головка какого-то животного с внутренней вилочкой, к которой был подвешен пищевод; но я не мог рассмотреть челюстей; был также двойной коготок от лапки какого-то животного; кроме того, вытянутое, сильно разложившееся животное и, наконец, странный фляжкообразный организм, стенки которого состояли из округленных клеток. Проф. Клаус осматривал этот последний организм и полагает, что это раковина корненожки, вероятно, одной из Arcellidae. В этом пузырьке, как и в некоторых других, находилось несколько одноклеточных водорослей и одна многоклеточная водоросль, которые, без сомнения, жили здесь в качестве непрошенных посетителей.

Второй пузырек содержал одного Acarus, гораздо меньше разложившегося, чем первый: его восемь ножек сохранились; там были также остатки нескольких других членистых животных. Третий пузырек содержал конец брюшка с двумя задними ножками Acarus, как мне кажется. В четвертом были остатки явственно членистого, покрытого щетинками животного и нескольких других организмов, а также большое количество темнобурого органического вещества, происхождение которого нельзя было определить.

Далее, я осмотрел, хотя менее внимательно, чем прежде, несколько пузырьков с растения, которое жило в качестве эпифита на Тринидаде, в Вест-Индии; эти пузырьки были, кроме того, недостаточно размочены. Четыре из них содержали много бурого, прозрачного зернистого вещества, вероятно, органического, причем отдельных частей нельзя было различить. Четырехлопастные выступы в двух пузырьках были буроваты, а их содержимое — зернисто; они, очевидно, поглотили вещество. В пятом пузырьке находился фляжкообразный организм,

подобный вышеупомянутому. Шестой пузырек содержал очень длинное, сильно разложившееся червеобразное животное. Наконец, в седьмом пузырьке находился организм, природу которого мне определить не удалось.

Я произвел только один опыт над четырехлопастными выступами и над железками для определения их способности к поглощению. Один пузырек был проколот и оставлен на 24 часа в растворе мочевины (одна часть на 437 частей воды); четырехлопастные и двулопастные выступы обнаружили значительные изменения. В некоторых лопастях находилась только одна симметричная шарообразная масса, которая была крупнее обыкновенного ядра и состояла из желтоватого вещества, большей частью прозрачного, но иногда зернистого; в двух лопастях находились два комочка разной величины: один крупный, а другой маленький; еще в некоторых лопастях были неправильные шарики, так что казалось, будто прозрачное содержимое выступов вследствие поглощения вещества из раствора подверглось аггрегации то вокруг ядра, то отдельными комочками; в последнем случае комочки, повидимому, имели тенденцию сливаться. Первичный мешочек, или протоплазма, выстилающая выступы, также местами сгустилась в неправильные и имеющие разную форму пятнышки желтоватого прозрачного вещества, что происходило также в пузырьках *Utricularia neglecta* при действии того же раствора. Эти пятнышки, повидимому, не изменяли формы.

Крошечные двулопастные железки на клапане также реагировали на действие раствора; теперь они содержали несколько, иногда до шести или восьми, почти шарообразных комочков прозрачного вещества, которые имели желтый оттенок и медленно изменяли форму и положение. Я никогда не замечал таких комочков в этих железках, пока они находились в обычном состоянии. Из этого мы можем заключить, что железки служат для поглощения. Всякий раз, когда небольшое количество воды выталкивается из пузырька, содержащего животные остатки (описанными раньше способами, а особенно при образовании пузырьков воздуха), эта вода наполняет полость, в которой лежит клапан; таким образом, железки имеют возможность использовать разложившееся вещество, которое иначе пропало бы даром.

Наконец, так как это растение у себя на родине и в культуре ловит много мелких животных, не подлежит сомнению, что пузырьки отнюдь не находятся в зачаточном состоянии, несмотря на свои мелкие размеры: напротив, они представляют собою отлично действующие ловушки. Нет сомнения и в том, что четырехлопастные и двулопастные выступы поглощают вещество из разложившейся добычи и что при этом образуется протоплазма. Но я не в состоянии догадаться, что побуждает таких разнородных животных забираться в полость под изогнутыми щупальцами и затем пробиваться через маленькое щелеобразное отверстие между клапаном и воротничком в пузырьки, наполненные водой.

Клубни.— Эти органы, из которых один изображен на рис. 26 в натуральную величину, заслуживают нескольких замечаний. Я нашел на корневище одного растения двадцать клубней, но их нельзя было сосчитать точно, потому что, кроме этих двадцати, на том же растении находились всевозможные переходы между коротким, чуть заметно вздутым корневищем и таким, которое вздулось настолько сильно, что его можно было бы, пожалуй, назвать клубнем. Достигнув полного

развития, они бывают более овальны и симметричны, чем это видно на рисунке. Самый крупный из виденных мною клубней имел 1 дюйм (25,4 мм) в длину и 0,45 дюйма (11,43 мм) в ширину. Клубни обыкновенно лежат близ поверхности, но некоторые находятся на глубине 2 дюймов. Лежащие в земле бывают грязнобелыми, но те, которые отчасти подвергаются действию света, становятся зеленоватыми вследствие развития хлорофилла в их поверхностных клетках. Клубни оканчиваются корневищем, но иногда оно загнивает и отпадает. Они не содержат воздуха и тонут в воде; их поверхности покрыты обычными сосочками. Пучок сосудов, восходящий по каждому корневищу, войдя в клубень, разделяется на три отдельных пучка, которые снова соединяются у противоположного конца. Довольно толстый срез клубня прозрачен, почти как стекло, и можно видеть, что он состоит из крупных угловатых клеток, наполненных водою и не содержащих крахмала или какого-либо другого твердого вещества. Я оставил несколько срезов в алкоголе на несколько дней, но на стенках клеток осело лишь небольшое число чрезвычайно мелких крупинок; эти крупинки были гораздо мельче и малочисленнее тех, которые осаждаются на клеточных стенках корневищ и пузырьков. Отсюда мы можем заключить, что клубни не служат хранилищами продуктов питания, но являются резервуарами для воды в течение сухого времени года, которое, вероятно, приходится переживать растению. Многочисленные мелкие пузырьки, наполненные водою, могут содействовать достижению той же цели.

Чтобы проверить правильность этого взгляда, я обильно полил маленькое растение, росшее в легкой торфяной почве в горшке (размерами по наружной стороне только 4,5×4,5 дюйма); затем растение было поставлено в оранжерею без единой капли воды. Предварительно я обнажил и измерил два верхних клубня, а затем опять неплотно прикрыл их землею. Недели через две земля в горшке казалась совершенно сухою, но это нисколько не отразилось на клубнях до тридцать пятого дня: в это время они слегка повисли, хотя еще оставались мягкими и зелеными. Это растение, на котором было десять клубней, вероятно, вынесло бы засуху даже дольше; если бы я предварительно не удалил трех клубней и не отрезал несколько длинных корневищ. Когда на тридцать пятый день я высыпал землю из горшка, она была такой же сухой, как пыль на дороге. У всех клубней поверхность сильно сморщилась, тогда как раньше она была гладкой и упругой. Все клубни съежились, но я не могу сказать в точности, насколько. Так как сначала они были симметрично овальны, я измерил только их длину и толщину; но в поперечном разрезе они сократились гораздо сильнее в одном направлении, чем в другом, так что значительно сплющились. Один из двух клубней, которые были измерены, имел теперь три четверти первоначальной длины и две трети первоначальной толщины в том направлении, в котором он был измерен, но в другом направлении он имел только одну треть прежней толщины. Другой клубень стал на одну четверть короче, на одну восьмую тоньше в измеренном направлении и сохранил только половину толщины в другом направлении.

Я сделал срез одного из этих сморщенных клубней и осмотрел его. Клетки все еще содержали много воды и не содержали воздуха, но были гораздо более округлены или менее прежнего угловаты, а стенки их были далеко не так прямы; было ясно, что клетки сократились. Пока клубни остаются живыми, они сильно притягивают воду; сморщившийся клубень, с которого я взял срез, был оставлен в воде на

22 часа 30 минут, и поверхность его стала такою же гладкой и упругой, какой она была первоначально. С другой стороны, съежившийся клубень, который, по какой-то случайности отделился от своего корневища и, повидимому, отмер, нисколько не набух, хотя пробыл несколько дней в воде.

У многих родов растений клубни, луковицы и т. д., без сомнения, отчасти служат резервуарами для воды, но, кроме настоящего случая, я не знаю ни одного, где подобные органы развились бы исключительно для этой цели. Проф. Оливер сообщает мне, что два-три других вида Utricularia снабжены такими придатками; группа, к которой они принадлежат, получила поэтому название Orchidioides. Все прочие виды Utricularia, а также некоторые весьма родственные роды относятся к водным или к болотным растениям; следовательно, исходя из принципа, что близко родственные растения обыкновенно имеют сходное строение, можно думать, что неиссякающий запас воды, вероятно, представляет большую важность для нашего настоящего вида [*Utricularia montana*]. Таким образом, мы можем понять, какое значение имеет развитие на нем клубней и почему число их на одном и том же растении так велико: в одном случае оно доходило по крайней мере до двадцати.

Utricularia nelumbifolia, amethystina, griffithii, caerulea, orbiculata, multicaulis

Так как мне хотелось удостовериться, имеют ли пузырьки на корневищах у других видов *Utricularia* и у видов некоторых близких родов в основном такое же строение, как у *Utricularia montana*, и ловят ли они добычу, я попросил проф. Оливера прислать мне части растений из гербария в Кью. Он любезно выбрал некоторые наиболее замечательные формы, имеющие цельные листья и живущие, как предполагают, в болотистой почве или в воде. Мой сын Френсис Дарвин изучил эти формы и сообщил мне приведенные ниже наблюдения; однако следует помнить, что чрезвычайно трудно проследить строение таких крошечных и нежных объектов, после того как они были засушены и спрессованы.*

Utricularia nelumbifolia (Органные горы, Бразилия).— Местообитание этого вида замечательно. Открывший его м-р Гарднер** говорит, что это растение водное, но что «его можно найти только в той воде, которая собирается на дне листьев одной большой *Tillandsia*,[44] растущей в изобилии на бесплодной каменистой части гор, на высоте около 5 000 футов над уровнем моря. Кроме обыкновенного размножения семенами, оно размножается побегами, которые выходят при основании цветочного стебля; этот побег всегда направляется к ближайшей *Tillandsia*, где он опускает свой конец в воду и дает начало новому растению, которое, в свою очередь, посылает новый побег. Я видел до шести растений, связанных таким способом в одно целое». Во всех существенных чертах пузырьки сходны с пузырьками *Utricularia montana*, вплоть до того, что на клапане находятся в небольшом числе крошеч-

* Проф. Оливер («Proc. Linn. Soc.», vol. IV, p. 169) дал рисунки пузырьков двух южноамериканских видов, именно *Utricularia Jamesoniana* и *peltata*; но, повидимому, он не обратил большого внимания на эти органы.

** «Travels in the Interior of Brazil», 1836—41, p. 527.

ные двулопастные железки. Внутри одного пузырька оказался остаток брюшка какой-то личинки или крупного ракообразного, на верхушке которого находилась кисточка из длинных острых щетинок. Другие пузырьки содержали кусочки членистых животных [articulate animals], а во многих пузырьках находились обломки своеобразного организма, природу которого не определил никто из тех лиц, кому я его показывал.

Utricularia amethystina (Гвиана).— Этот вид имеет мелкие цельные листья и, повидимому, является болотным растением; но он должен расти в таких местах, где есть ракообразные, потому что внутри одного из пузырьков находились два мелких вида их. Пузырьки имеют приблизительно такую же форму, как у *Utricularia montana*, и покрыты с внешней стороны обычными сосочками; но их замечательное отличие состоит в том, что щупальца сокращены до двух коротких иголочек, соединенных перепонкою, которая в середине имеет полость. Эта перепонка покрыта бесчисленными продолговатыми железками, сидящими на длинных ножках; большинство их расположено двумя рядами, которые сближаются по мере приближения к клапану. Впрочем, несколько железок расположено по краям перепонки, а короткая брюшная поверхность пузырька, между черешком и клапаном, густо покрыта железками. Большая часть головок отвалилась, и остались одни ножки; таким образом, брюшная поверхность и отверстие при слабом увеличении представлялись как бы усеянными тонкими щетинками. Клапан узок и несет небольшое число почти сидячих железок. Воротничок, к которому прилегает край, желтоват и имеет обычное строение. Судя по большому числу железок на брюшной поверхности и вокруг отверстия, этот вид, вероятно, живет в очень испорченной воде, из которой он поглощает вещество так же, как из пойманной им и разлагающейся добычи.

Utricularia griffithii (Малайский архипелаг и Борнео).— Пузырьки прозрачны и очень мелки; один, который я измерил, имел в поперечнике только $^{28}/_{1000}$ дюйма (0,711 мм). Щупальца не особенно длинны и торчат вперед; у своих оснований они на небольшом протяжении соединены перепонкой и несут небольшое число щетинок или волосков, не простых, как было до сих пор, но с железками на концах. Пузырьки тоже весьма отличаются от пузырьков предыдущих видов, так как внутри их нет четырехлопастных выступов, а имеются только двулопастные. В одном пузырьке находилась крошечная водная личинка; в другом — остатки какого-то членистого животного; в большей части пузырьков были песчинки.

Utricularia caerulea (Индия).— Пузырьки похожи на пузырьки предыдущего вида как общим характером щупалец, так и тем, что внутренние выступы исключительно двулопастные. Пузырьки содержали в себе остатки низших ракообразных.

Utricularia orbiculata (Индия).— Круглые листья и стебли, несущие пузырьки, повидимому, плавают в воде. Пузырьки мало отличаются от пузырьков двух предыдущих видов. Щупальца, соединенные на коротком протяжении при основаниях, несут на внешних поверхностях и верхушках многочисленные длинные многоклеточные волоски, с железками на концах. Внутри пузырьков находятся четырехлопастные выступы, причем четыре расходящиеся лопасти имеют одинаковую длину. Пойманная пузырьками добыча состояла из низших ракообразных.

Utricularia multicaulis (Сикким, Индия, 7 000—11 000 футов).— Пузырьки, прикрепленные к корневищам, замечательны строением щупалец. Последние широки, приплюснуты и крупны; по их краям сидят многоклеточные волоски, которые оканчиваются железками. Основания щупалец соединены в общую довольно узкую ножку и таким образом имеют вид большого пальчатого продолжения на конце пузырька. Внутри пузырьков расходящиеся ветви четырехлопастных выступов имеют одинаковую длину. Пузырьки содержали остатки членистых животных.

Polypompholyx

Этот род, живущий только в западной Австралии, отличается «четырехраздельной чашечкой». В остальном, по замечанию проф. Оливера*, «это настоящая Utricularia».

Polypompholyx multifida.— Пузырьки прикреплены розеткою к верхушкам жестких стеблей. Два щупальца представлены здесь крошечной перепончатой вилочкой, основная часть которой образует над отверстием нечто вроде капюшона. Этот капюшон расходится в виде двух крыльев по обе стороны пузырька. Третье крыло, или гребешок, повидимому, образовано продолжением спинной поверхности черешка; но я не мог ясно рассмотреть строение этих трех крыльев вследствие плохого состояния экземпляров. Внутренняя поверхность капюшона выстлана длинными простыми волосками, которые содержат образовавшееся вследствие аггрегации вещество, такое же, какое образуется внутри четырехлопастных выступов у раньше описанных видов при соприкосновении выступов с разложившимися животными. Следовательно, эти волоски, повидимому, служат для поглощения. Я видел клапан, но не мог определить его строения. На воротничке вокруг клапана вместо железок находится множество одноклеточных сосочков, имеющих очень короткие ножки. Расходящиеся ветви четырехлопастных выступов одинаково длинны. Внутри пузырьков я нашел остатки низших ракообразных.

Polypompholyx tenella.— Пузырьки мельче, чем у предыдущего вида, но в общем имеют такое же строение. Они были полны остатков, повидимому, органических, но я не мог различить остатков от членистых животных.

Genlisea

Этот замечательный род, по сообщению проф. Оливера, отличается от Utricularia пятираздельной чашечкой. Виды этого рода встречаются в разных частях света; их считают за «herbae annuae paludosae» [однолетние болотные травы].

Genlisea ornata (Бразилия).— Этот вид был описан и изображен д-ром Вармингом,** который сообщает, что это растение имеет два рода листьев, названные им лопатообразными и мешконосными. Последние содержат в себе полости, а так как эти полости очень отличаются от пузырьков предыдущих видов, то их лучше называть мешочками. Прилагаемый рисунок (рис. 29) одного из мешконосных листьев, приблизительно в три раза увеличенного, послужит иллюстрацией к следую-

* «Proc. Linn. Soc.», vol. IV, p. 171.

** «Bidrag til Kundskaben om Lentibulariaceae», Copenhague, 1874.

щему описанию, которое сделано моим сыном и во всех существенных чертах сходится с описанием д-ра Варминга. Мешочек (*b*) состоит из небольшого расширения узкой листовой пластинки. Полая шейка (*n*), которая не менее чем в пятнадцать раз длиннее самого мешочка, представляет переход из поперечного щелеобразного отверстия (*o*) в полость мешочка. У мешочка, имевшего $^{1}/_{36}$ дюйма (0,705 мм) в более длинном поперечнике, длина шейки равнялась $^{15}/_{36}$ дюйма (10,583 мм), а ширина — $^{1}/_{100}$ дюйма (0,254 мм). По обе стороны отверстия находится по длинной спиральной доле или трубке (*a*); мы лучше всего поймем ее строение, если прибегнем к следующему сравнению. Возьмем узкую ленту и навернем ее спирально на тонкий цилиндр так, чтобы края ее пришли в соприкосновение по всей длине цилиндра; затем сблизим немного края так, чтобы они образовали маленький рубчик, который, конечно, пойдет спирально вокруг цилиндра, как нить вокруг винта. Если мы теперь вынем цилиндр, мы получим трубку, похожую на спиральную долю листа. Два выдающиеся края фактически не соединены, и между ними легко можно вдвинуть иглу. Во многих местах они даже немного отстают друг от друга, образуя узкие входы в трубку; но это, может быть, произошло от того, что растения были высушены. Пластинка, из которой состоит трубка, повидимому, является боковым выступом губы отверстия; а спиральная линия между двумя выступающими краями составляет продолжение угла отверстия. Если в одну из долей ввести тонкую щетинку, она проходит в верхнюю часть полой шейки. Невозможно было определить, открыты или закрыты доли на концах, так как все экземпляры были сломаны; д-р Варминг тоже, повидимому, не выяснил этого обстоятельства.

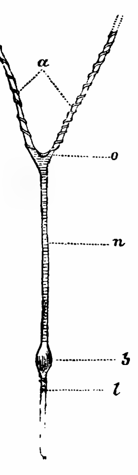


Рис. 29. *Genlisea ornata*

Мешконосный лист; увеличено приблизительно в три раза. *l* — верхняя часть листовой пластинки; *b* — мешочек, или пузырек; *n* — шейка мешочка, *o* — отверстие; *a* — спирально закрученные доли, концы которых отломлены

Вот все, что касается внешнего строения. Внутри нижняя часть мешочка покрыта круглыми сосочками, которые состоят из четырех клеток (иногда, по д-ру Вармингу, из восьми) и очевидно соответствуют четырехлопастным выступам внутри пузырьков Utricularia. Эти сосочки идут на некоторое расстояние по спинной и брюшной поверхности; небольшое число их, по Вармингу, можно найти в верхней части. Эта верхняя область покрыта многочисленными поперечными рядами коротких, тесно сидящих волосков, направленных вниз; ряды расположены один над другим. Волоски имеют широкие основания, а кончики их состоят из отдельной клетки. Их нет в нижней части мешочка, где сосочки находятся в изобилии. Шейка по всей своей длине тоже выстлана поперечными рядами длинных, тонких, прозрачных волосков, которые имеют широкие, луковицеобразные основания (рис. 30) и такие же, как выше указано, острые кончики. Волоски выходят из маленьких выдающихся рубчиков, состоящих из прямоугольных эпидермальных клеток. Длина волосков не совсем одинакова, но их кончики обыкновенно заходят на ближайший ряд снизу, так что, если разрезать и развернуть шейку, внутренняя поверхность похожа на бумажку, в которую воткнуты булавки: волоски изображают бу-

лавки, а маленькие поперечные рубчики представляют собою складки бумаги, в которые воткнуты булавки. На предыдущем рисунке (29) эти ряды волосков обозначены многочисленными поперечными линиями, пересекающими шейку. Внутренняя сторона шейки усеяна также сосочками; в нижней части они шарообразны и состоят из четырех клеток, как в нижней части мешочка; в верхней части сосочки состоят из двух клеток, которые сильно вытянуты вниз от своих точек прикрепления. Эти двуклеточные сосочки, повидимому, соответствуют двулопастному выступу в верхней части пузырьков у *Utricularia*. Узкое поперечное отверстие (*o*, рис. 29) расположено между основаниями двух спиральных долей. Я не мог заметить здесь клапана, и д-р Варминг тоже не видал такого органа. Губы отверстия вооружены многими короткими, толстыми, очень заостренными, несколько загнутыми волосками, или зубчиками.

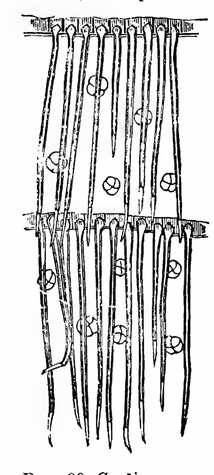


Рис. 30. *Genlisea ornata*

Часть внутренней поверхности шейки, ведущей в мешочек; сильно увеличено. Видны направленные вниз щетинки и мелкие четырехлопастные клетки, или выступы

Оба выдающихся края спирально закрученной пластинки, составляющей доли, снабжены короткими загнутыми волосками, или зубчиками, совершенно такими же, какие находятся на губах. Эти волоски торчат под прямым углом к спиральной соединительной линии обоих краев. Внутренняя поверхность пластинки несет двуклеточные, удлиненные сосочки, которые сходны с находящимися в верхней части шейки, но слегка отличаются от них, по Вармингу, тем, что их ножки состоят из продолжений крупных эпидермальных клеток, тогда как сосочки внутри шейки опираются на мелкие клетки, которые заключены между более крупными. Эти спиральные доли составляют резкое отличие настоящего рода от *Utricularia*.

Наконец, имеется пучок спиральных сосудов, который, восходя по нижней части линейного листа, делится под самым мешочком. Одна ветвь восходит по спинной, а другая по брюшной поверхности как мешочка, так и шейки. Из этих двух ветвей одна входит в одну спиральную долю, а другая — в другую долю.

Мешочки содержали много остатков или грязного вещества, повидимому, органического, хотя отдельных организмов нельзя было распознать. Действительно, почти невозможно, чтобы какой-нибудь предмет, если это не живое существо, проник в маленькое отверстие и спустился вниз по длинной узкой шейке. Впрочем, я нашел внутри шеек у некоторых экземпляров червя с втянутыми роговыми челюстями, брюшко какого-то членистого животного и пятнышки грязи, вероятно, остатки других крошечных существ. Многие сосочки внутри мешочков и шеек имели измененную окраску, как будто ими было поглощено вещество.

Из этого описания довольно ясно, каким способом *Genlisea* ловит добычу. Для мелких животных, входящих в узкое отверстие,— так же, как и относительно *Utricularia*, мы не знаем, что побуждает их входить,—

выход был бы затруднен острыми загнутыми волосками на губах; а как только они спустятся на некоторое расстояние по шейке, им почти невозможно вернуться из-за многочисленных поперечных рядов длинных, прямых, направленных вниз волосков и рубчиков, из которых торчат волоски. Следовательно, такие существа погибли бы или внутри шейки, или в мешочке, а четырехлопастные и двулопастные сосочки поглотили бы вещество из разложившихся остатков. Поперечные ряды волосков настолько многочисленны, что их изобилие представлялось бы излишним, если бы они только препятствовали бегству добычи, а так как они тонки и нежны, они вероятно, служат добавочными органами поглощения, совершенно так же, как гибкие щетинки на завернутых внутрь краях листьев у Aldrovanda. Спиральные доли, без сомнения, служат вспомогательными ловушками. Пока не будут изучены свежие листья, нельзя сказать, открыта ли слегка соединительная линия спирально закрученной пластинки по всей своей длине, или же она открыта только местами; но маленькому существу, которое пробьется в трубку в каком бы то ни было месте, загнутые волоски помешают убежать, и оно найдет открытую дорогу вниз по трубке в шейку и далее в мешочек. Если это существо погибнет внутри спиральных ветвей, двулопастные сосочки поглотят и используют его разлагающиеся остатки. Итак, мы видим, что Genlisea ловит животных не при помощи эластического клапана, как у предыдущих видов, но посредством снаряда, похожего на ловушку для угрей, хотя более сложного.

Genlisea africana (южная Африка).— Кусочки мешконосных листьев этого вида имели такое же строение, как у *Genlisea ornata*. Внутри мешочка или в шейке листа я нашел почти неповрежденного Acarus, но не записал, где именно.

Genlisea aurea (Бразилия).— Кусочек шейки одного мешочка был выстлан поперечными рядами волосков и снабжен удлиненными сосочками, совершенно такими же, какие находятся внутри шейки у *Genlisea ornata*. Поэтому вероятно, что строение всего мешочка сходно с мешочком *Genlisea ornata*.

Genlisea filiformis (Байя, Бразилия).— Я осмотрел много листьев и не нашел ни одного, снабженного мешочком, между тем как я без труда находил такие листья у трех предыдущих видов. С другой стороны корневища несут пузырьки, в существенных чертах сходные с пузырьками на корневищах у Utricularia. Эти пузырьки прозрачны и очень мелки, именно только в $^1/_{100}$ дюйма (0,254 мм) длиною. Щупальца не соединены при основаниях и, повидимому, несут несколько длинных волосков. С наружной стороны пузырьков находится лишь небольшое число сосочков, а внутри очень малое количество четырехлопастных выступов. Впрочем, последние необыкновенно крупны сравнительно с пузырьком, и их четыре расходящиеся лопасти одинаково длинны. Внутри этих крошечных пузырьков я не мог рассмотреть добычи. Так как корневища этого вида снабжены пузырьками, я внимательно осмотрел корневища у *Genlisea africana*, *ornata* и *aurea*, но не нашел пузырьков. Что должны мы вывести из этих фактов? Имели ли три только что названные вида, подобно своим близким сородичам, различным видам Utricularia, первоначально пузырьки на корневищах, которые впоследствии были утрачены, когда вместо них были приобретены мешконосные листья? В пользу этого взгляда можно заметить, что пузырьки у *Genlisea filiformis*, судя по их малым размерам и по малому

числу их лопастных выступов, находятся на пути вырождения; но почему этот вид не приобрел мешконосных листьев, подобно своим сородичам?

Заключение.— Мы показали, что многие виды *Utricularia* и двух близко родственных родов, живущих в отдаленнейших частях света, в Европе, в Африке, в Индии, на Малайском архипелаге, в Австралии, в Северной и Южной Америке, превосходно приспособлены к ловле мелких водных или сухопутных животных двумя способами и что эти растения поглощают продукты разложения своей добычи.

Обыкновенно растения высших классов добывают нужные неорганические вещества из почвы посредством своих корней и поглощают углекислоту из атмосферы посредством листьев и стеблей. Но мы видели в более ранней части этой работы, что существует класс растений, которые переваривают и затем поглощают животное вещество, именно все *Droseraceae, Pinguicula* и открытый д-ром Гукером *Nepenthes*; по всей вероятности, этот класс вскоре будет пополнен другими растениями. Эти растения могут растворять вещество некоторых предметов растительного происхождения, каковы пыльца, семена и кусочки листьев. Без сомнения, их железки поглощают также аммиачные соли, доставляемые дождем. Было также показано, что некоторые другие растения могут поглощать аммиак своими железистыми волосками; эти растения наверно извлекают пользу из аммиака дождевой воды. Существует другой класс растений, которые, как мы только что видели, не могут переваривать пойманных ими животных, но поглощают продукты их разложения, именно Utricularia[45] и ее близкие сородичи; судя по превосходным наблюдениям д-ра Мелличемпа и д-ра Кёнби, вряд ли можно сомневаться, что к этому классу нужно присоединить Sarracenia и Darlingtonia; но пока этот факт едва ли можно считать вполне доказанным.[46]

Есть третий класс растений, которые питаются, как теперь всеми признано, продуктами разложения растительного вещества, например, орхидея-гнездовка (Neottia) и пр. Наконец, существует хорошо известный четвертый класс — паразитов (например, омела), которые питаются соками живых растений. Однако большинство растений, принадлежащих к этим четырем классам извлекают часть своего углерода, подобно обыкновенным видам, из атмосферы. Таковы, насколько теперь известно, разнообразные способы, которыми высшие растения добывают себе пищу.

ЧАРЛЗ ДАРВИН

ДВЕ СТАТЬИ

О ДЕЙСТВИИ УГЛЕКИСЛОГО АММОНИЯ НА ХЛОРОФИЛЛОВЫЕ ТЕЛЬЦА И НА КОРНИ РАСТЕНИЙ

1882

ДЕЙСТВИЕ УГЛЕКИСЛОГО АММОНИЯ НА ХЛОРОФИЛЛОВЫЕ ТЕЛЬЦА*

ЧАРЛЗА ДАРВИНА

Доктора наук, Члена Королевского Общества

[*Доложено 6 марта 1882 г.*]

В моей работе «Насекомоядные растения» я описал под названием аггрегации явление, вызывавшее удивление у всех, кто его наблюдал.** Лучше всего оно обнаруживается в щупальцах или так называемых железистых волосках Drosera, если поместить на железку маленькую частицу какого-либо твердого вещества или каплю любой содержащей азот жидкости. При благоприятных условиях прозрачная пурпурная жидкость в ближайших к железке клетках через несколько секунд или минут слегка мутнеет. Вскоре при большом увеличении можно различить маленькие зернышки, которые быстро соединяются или увеличиваются в размерах. После этого в течение многих часов можно наблюдать овальные, или шаровидные, или причудливой формы массы пурпурного цвета и значительной величины, выпускающие отростки или нити, делящиеся, соединяющиеся и снова делящиеся самым странным образом, пока, наконец, не образуются один или два твердых шарика, которые остаются неподвижными. Движущиеся массы заключают вакуоли, изменяющие свой вид. (Я прилагаю здесь три рисунка аггрегировавших масс, заимствованные из статьи моего сына Френсиса,*** на которых можно видеть упомянутые формы). После того, как произошла частичная аггрегация, в прилегающем к стенкам клеток слое протоплазмы можно ясно видеть движение, происходящее большими волнами, а сын мой наблюдал подобное же течение в нитях протоплазмы, соединяющих друг с другом хлорофилловые зерна. Спустя некоторое время маленькие бесцветные частички, заключающиеся в струйках протоплазмы, сближаются и соединяются с аггрегировавшими массами, так что протоплазма на стенках, делающаяся после этого совершенно прозрачной, перестает быть видимой, хотя некоторое количество ее еще имеется и она еще течет, что можно заключить из случайного перемещения частиц в клеточном соке. Зернышки, отделившиеся от стенок, вероятно, вместе с каким-то веществом, происходящим из текущей протоплазмы и клеточ-

* [Напечатано в «The Journal of the Linnean Society. Botany», vol. XIX, No. 121, pp. 262—284, London, 1882 (August 28)].

** Пфеффер в своем недавно вышедшем замечательном труде «Pflanzenphysiologie» (т. II, 1881, стр. 248) называет это явление интересным во многих отношениях, а Кон («Die Pflanze», Vorträge aus dem Gebiete der Botanik, 1882, стр. 361) пишет в еще более сильных выражениях.

*** «Quart. Journ. Micr. Sci.», vol. XVI, 1876, p. 309.

ного сока, часто образуют бесцветный или очень бледный пурпурный, хорошо отграниченный слой значительной толщины, который окружает предварительно аггрегировавшие и после этого обыкновенно приобретающие шаровидную форму темнопурпурные массы. Окружающие слои, или зоны, состоят из твердого вещества, более хрупкого, чем центральные части аггрегировавших масс, в чем можно было убедиться, раз-

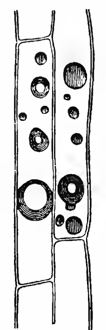


Рис. 1. [*Drosera rotundifolia*]

Клетки щупальца *Drosera rotundifolia* с аггрегировавшими массами, образовавшимися под действием углекислого аммония. Некоторые массы с вакуолями



Рис. 2. [*Drosera rotundifolia*]

Растворение образовавшихся при аггрегации масс. В *b* та же клетка, что и в *a*, но массы зарисованы в более поздний период

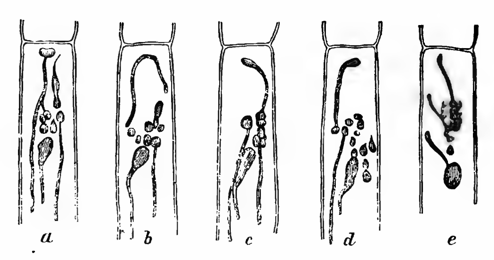


Рис. 3. [*Drosera rotundifolia*]

a, *b*, *c*, *d*, *e*, — одна и та же клетка зарисованная последовательно через короткие промежутки времени. Видны аггрегировавшие массы образовавшиеся под действием мясного настоя; изменения формы происходили так быстро, что было невозможно зарисовать внешний вид *всей* клетки в данный момент.

давливая их под покровным стеклышком. Можно прибавить, что *a priori* нет ничего невероятного в том, что некоторое количество протоплазмы, вместе с заключенными в ней зернышками, отстает от стенок. Дело в том, что в волосках Tradescantia протоплазма в целом под влиянием сильного холода сокращается и образует несколько шариков, которые после нагревания снова покрывают всю поверхность стенок.*

* Van Tieghem, «Traité de Botanique», 1882, p. 596. См. также стр. 528 о массах протоплазмы, свободно передвигающихся внутри клеточных полостей. Сакс

Процесс аггрегации начинается в железке, испытавшей раздражение, и медленно перемещается вниз вдоль всего щупальца и даже в пластинку листа; однако он распространяется много медленнее, чем импульс, заставляющий базальную часть щупальца изгибаться внутрь. Более интересен тот факт, что если раздражению подвергаются железки, находящиеся на пластинке листа, то они передают некоторое влияние железкам соседних щупалец, которые по всей своей длине обнаруживают процесс агрегации, хотя сами они и не испытывали прямого раздражения. Этот процесс можно сравнить с рефлекторной деятельностью нервной системы животного. Через несколько дней твердые аггрегировавшие массы вновь растворяются. Процесс растворения начинается в клетках у оснований щупалец и медленно передвигается вверх, т. е. в направлении, обратном тому, в котором распространяется процесс аггрегации. Принимая во внимание, что аггрегировавшие массы достаточно тверды и могут быть разбиты на отдельные части, приходится удивляться их быстрому растворению. Мы предполагаем, что в пластинке листа должен вырабатываться какой-то фермент, проникающий оттуда в щупальца. Двойной процесс аггрегации и обратного растворения имеет место каждый раз, когда лист Drosera захватывает насекомое.

Аггрегация является прижизненным процессом, т. е. она не может происходить в клетках после их смерти. Это было доказано путем ополаскивания листьев* в течение нескольких минут водой, нагретой до 65,5° (150° F) или даже до несколько более низкой температуры, и последующего погружения их в довольно крепкий раствор углекислого аммония, который в этом случае не производит никакой аггрегации, хотя и является наиболее сильным из всех известных агентов. Если щупальце слегка придавить, так, чтобы многие клетки его треснули, то, хотя они и сохраняют еще значительную часть своего пурпурного жидкого содержимого, никакой аггрегации при погружении в тот же раствор в них не происходит, несмотря на то, что в непосредственно прилегающих к ним клетках, которые не были убиты, как это можно заключить из продолжающегося движения протоплазмы вдоль их стенок, аггрегация имеет место. Таким образом, этот процесс совершенно прекращается со смертью клетки; он сильно задерживается, если лист перед погружением в раствор находится некоторое время в углекислоте. Это согласуется с хорошо известным фактом, что протоплазма сохраняет свою активность только при достаточном притоке кислорода. Если щупальца, которые заключают только что аггрегировавшие массы, внезапно убить или сильно повредить, погрузивши их в горячую воду или смочивши алкоголем, уксусной кислотой или раствором иода, аггрегировавшие массы внезапно разделяются на части и исчезают, оставляя лишь небольшое количество мелкого зернистого вещества. Однако более твердые массы, аггрегировавшие несколько раньше, такой дезинтеграции не подвергаются.

Исходя из нескольких высказанных выше соображений и имея в виду белковый характер аггрегировавших масс (что было доказано опытами моего сына Френсиса и что допускает также Пфеффер**), а

(«Physiologie végétale», p. 74) и Кюне («Das Protoplasma», S. 103) также наблюдали небольшие свободно плавающие массы протоплазмы в волосках Tradescantia и Cucurbita, обнаруживавшие амебоидные изменения формы.

* «Insectivorous Plants», p. 58 [см. этот том, стр. 346 и сл.].

** «Pflanzenphysiologie», Bd. II, S. 248.

также их непрерывные длительные амебоидные движения, я пришел к заключению, что не только эти массы, но и мелкие шарики, появляющиеся сначала в клеточном соке, состоят, *по крайней мере частично*, из живой и самопроизвольно движущейся протоплазмы. И я чувствую себя вынужденным держаться моего первоначального мнения, несмотря на то, что такие высокие авторитеты, как Кон и Пфеффер полагают, что аггрегировавшие массы состоят только из сгущенного клеточного сока. Что касается движений этих масс, то они, как мне кажется, по мнению названных ботаников имеют такой же характер, как и любопытные движения, описанные Бенеке и происходящие в миелине, погруженном в воду или в раствор сахара.*

Учитывая сомнения, возникшие таким образом по поводу моего первоначального взгляда, я счел нелишним произвести наблюдения над действием углекислого аммония на хлорофилловые зерна, так как принято считать, что они состоят из видоизмененной протоплазмы. Эти зерна не только изменяют при определенных обстоятельствах свое положение, что может быть обусловлено просто движениями текущей протоплазмы, в которой они заключены, но могут также изменять и свою форму, что недавно показал Шталь.** Они способны также делиться.*** Если бы теперь удалось показать, что раствор углекислого аммония способствует слиянию живых хлорофилловых зерен друг с другом и с ранее аггрегировавшими массами, то этот факт мог бы подтвердить заключение, что аггрегировавшие массы, по крайней мере частично, состоят из живой протоплазмы, чему и следовало бы приписать их непрерывное движение. Задача настоящей статьи заключается в том, чтобы показать, что углекислый аммоний в определенных случаях оказывает на хлорофилловые тельца именно такое действие. Этот факт сам по себе представляет некоторый интерес, независимо от того, что он проливает свет на замечательное явление аггрегации.

Dionaea muscipula.— Действие углекислого аммония лучше всего проявляется на молодых небольших и тонких листьях голодающих растений, так как раствор быстро в них проникает. Перед погружением в раствор с этих листьев и с некоторых других были сделаны поперечные срезы.**** Можно было легко видеть, что клетки, в том числе и клетки эпидермиса, содержали множество хлорофилловых зерен. Не следует, однако, брать для изучения листья, поймавшие когда-либо насекомое. Ибо в этом случае многие клетки оказываются наполненными вместо хлорофилловых зерен желтоватым веществом. Несколько листьев были оставлены на промежутки времени различной продолжительности в растворах разной концентрации. Достаточно, однако, описать только некоторые случаи. Небольшой тонкий лист был погружен на 24 часа в раствор 7 частей углекислого аммония на 1 000 частей воды, и после этого были исследованы поперечные срезы. У края листа, по всей его толщине, в клетках нельзя было обнаружить теперь ни одного хлорофиллового зерна; вместо них здесь находились массы прозрачного желтовато-зеленого вещества самых разнообразных очертаний. Они были похожи на массы, обнаруженные у Drosera и изображенные на

* «Studien über das Vorkommen... von Gallenbestandtheil», Giessen, 1862.

** См. его интересные статьи в «Botanische Zeitung», 1880, стр. 298—413, и особенно стр. 361.

*** Van Tieghem, «Traité de Botanique», 1882, p. 493.

**** Эти срезы и многие другие были сделаны для меня моим сыном Френсисом, которому я обязан за многие сообщения и за иную помощь.

рис. 3, если представить себе, что некоторые из них слегка прижаты друг к другу. Некоторые массы в одной и той же клетке соединялись чрезвычайно тонкими нитями. Внутри зеленоватых масс, имевших причудливые очертания, иногда заключались шарики более твердого вещества. Контраст между срезами, взятыми из одного и того же участка листа до погружения в раствор и после был удивительно велик. Затем срезы просветлялись путем помещения их на некоторое время в спирт, однако ни одного хлорофиллового зернышка нельзя было увидеть; между тем, в просветленных тем же способом свежих срезах совершенно ясно различались хлорофилловые зерна, которые теперь стали бесцветными. Зеленые массы причудливых очертаний не обнаруживали никаких движений, столь заметных у Drosera. Однако их едва ли и можно было ожидать, принимая во внимание повреждения, причиненные приготовлением срезов. В то же время листья настолько мало прозрачны, что их нельзя исследовать без помощи срезов. Несколько других срезов с того же самого погруженного в раствор листа, значительно отличались по виду, так как содержали большое количество чрезвычайно тонкого зернистого зеленого вещества, становившегося в спирту бледнокоричневым. Ни в одном из этих срезов нельзя было видеть хлорофилловых зерен. После прибавления иода (растворенного в воде с иодистым калием) стали заметны многочисленные частички крахмала, окрашенные в синий цвет; однако в первом описанном срезе не было ни одного крахмального зернышка. Некоторые из более крупных округлых аггрегировавших масс были покрыты синими частичками, другие же были от них совершенно свободны и окрашивались иодом в яркооранжевый цвет.

Со свежего листа был сделан поверхностный срез, состоявший из верхнего эпидермиса с железками. Все его клетки изобиловали большими хлорофилловыми зернами. Однако такой же срез с листа, находившегося в течение 24 часов в растворе углекислого аммония (7 на 1 000), имел совершенно иной вид: в нем нельзя было найти никаких хлорофилловых зерен. Некоторые клетки содержали один или два прозрачных желтоватых шарика, которые несомненно образовались путем слияния существовавших раньше хлорофилловых зерен. Другие клетки содержали буроватое очень мелкозернистое вещество, выпавшее, повидимому, из клеточного сока, изменившего свой цвет. Это зернистое вещество обыкновенно было собрано в один или два отдельные или же более или менее слившиеся шарика с неровной поверхностью. Иногда темнокоричневый зернистый шарик был окружен зоною более бледного зернистого вещества. В других случаях бурые зернистые шарики лежали в центре прозрачных желтых сфер. В одном случае шарик этого последнего рода с двумя другими, состоявшими исключительно из желтоватого прозрачного вещества, находились в одной и той же клетке. В других случах бурые шарики окружала только чрезвычайно узкая кайма прозрачного вещества. Повидимому, в этих случаях сначала осаждалось зернистое вещество, которое затем в большей или меньшей степени аггрегировало в шарики, а после этого желтоватое прозрачное вещество, возникшее путем слияния видоизмененных хлорофилловых зерен, либо собиралось вокруг зернистого вещества, либо самостоятельно образовывало шарики или массы причудливой формы.

Поперечные срезы через другие погруженные в раствор листья имели различный вид. В одной клетке центральный прозрачный шарик был окружен венчиком коричневого зернистого вещества, последний

же в свою очередь — зоной прозрачного вещества, причем это вещество целиком наполняло некоторые соседние клетки. В клетках другого листа, по всей его толщине, наблюдались желтые, зеленоватые, оранжевые, бледно- или темнокоричневые шарики. Некоторые из них имели темный центр, обладавший такой твердостью, что при надавливании он растрескивался, причем ясно выделялась линия, отделявшая его от окружающей зоны более бледного вещества. В одном случае два коричневых шарика были заключены внутри одного и того же прозрачного. Наблюдавшиеся градации, повидимому, указывали, что непрозрачное зернистое вещество в конце концов переходит в темно окрашенное прозрачное. На этих же самых срезах наблюдалось несколько бесцветных или желтоватых весьма прозрачных маленьких шариков, которые, по моему мнению, представляли собою просто сильно разбухшие хлорофилловые зерна. Одно, два или больше таких зерен, еще сохранявших частично свои очертания, иногда прилипали к более темным зернистым шарикам. Если прилипало всего одно или два из них, то они принимали форму половины или четверти луны. Повидимому, такие набухшие зерна после полного их слияния часто приводили к образованию бледных зон, окружающих шарики зернистого вещества. Бледные зоны становились еще более прозрачными под влиянием уксусной кислоты; в одном же случае, после пребывания в кислоте в течение 24 часов, они совершенно исчезли. Однако не было установлено, растворилось ли вещество или же просто было разрушено. Эта кислота оказывает такое же действие на свежеобразовавшееся бледно окрашенное или почти бесцветное вещество в щупальцах Drosera.

В одном листе в некоторых клетках еще можно было различить значительное количество неизменившихся хлорофилловых зерен; чаще, чем в каком-либо другом месте, это наблюдалось в наиболее толстой части листа, вблизи средней жилки. На одном срезе хлорофилловые зерна слиплись и в некоторых клетках образовали узкую зеленую каемку около всех четырех стенок. На многих срезах, особенно же на тех, у которых процесс аггрегации зашел не очень далеко, находилось много чрезвычайно мелкого зернистого вещества; оно не было похоже на раздробленные или разрушенные хлорофилловые зерна, которые часто можно видеть на срезах обыкновенных листьев. Это зернистое вещество иногда переходит в необычайно мелкие прозрачные, более или менее слившиеся шарики.

Все эти наблюдения дают нам право заключить, что углекислый аммоний сначала действует на клеточный сок, образуя зернистый осадок бледного буроватого цвета, имеющий тенденцию аггрегировать в шарики. После этого действию подвергаются зерна хлорофилла, причем одни из них набухают и совершенно сливаются, так что не сохраняется и следов их первоначальной структуры, другие же распадаются и образуют чрезвычайно мелкое зеленоватое зернистое вещество, которое, повидимому, также подвергается аггрегации. Конечным результатом является образование шариков коричневого или иногда красноватого зернистого вещества, часто окруженных более или менее широкими зонами желтоватого, или зеленоватого, или же почти бесцветного прозрачного вещества. Либо же, в свою очередь, образуются шарики, овалы и причудливой формы массы, состоящие исключительно из этого прозрачного желтовато-зеленого вещества. Как только процесс аггрегации полностью закончился, ни одного зернышка хлорофилла нельзя более обнаружить.

Drosera rotundifolia.— Наиболее подходящим объектом для наблюдения являются бледные красноватые листья, так как темнокрасные слишком мало прозрачны. У встречающихся же иногда небольших совершенно зеленых листьев процесс аггрегации идет недостаточно хорошо. Щупальца, являющиеся лишь тонкими выростами листа, благодаря своей прозрачности очень удобны для наблюдений. На срезах через пластинки свежих листьев клетки эпидермиса, а также расположенной под ними паренхимы изобилуют зернами хлорофилла. Основания наружных щупалец и участки их, непосредственно примыкающие к железкам, обыкновенно окрашены в бледнозеленый цвет, благодаря присутствию хлорофилловых зерен в паренхиме. Некоторое количество хлорофилловых зерен встречается по всей длине более длинных щупалец, однако они плохо видны из-за пурпурной окраски клеточного сока. Иногда эпидермальные клетки более длинных щупалец содержат хлорофилловые зерна, однако это наблюдается редко. Ножки коротких щупалец на пластинке имеют яркозеленый цвет и неизменно изобилуют хлорофилловыми зернами.

Бледный лист, у которого базальные клетки наружных щупалец содержали многочисленные зерна хлорофилла, был помещен на 24 часа в раствор всего 2 частей углекислого аммония на 1 000 частей воды, после чего в этих клетках появились бесчисленные зеленоватые шарики, походившие с виду на капельки жира, обыкновенные же хлорофилловые зерна в большинстве клеток исчезли. Тем не менее в некоторых клетках можно было еще различить несколько разбухших зерен. Другие клетки содержали мелкозернистое или кашицеобразное вещество, собранное на одном конце в сплошные массы. В немногих других клетках хлорофилловые зерна слились, образовавши непрерывный зеленый ободок, прилегающий к стенкам и имеющий извилистые очертания. У свежих листьев замыкающие клетки устьиц заключают зерна хлорофилла. Однако последние, после погружения листа в раствор углекислого аммония, почти всегда сливаются в небольшие почти бесцветные шарики.

Срезы, сделанные с листьев, остававшихся в течение 22 часов в растворе 4 на 1 000, обнаруживали зеленоватые шарики в клетках верхнего и нижнего эпидермиса пластинки и в клетках паренхимы возле оснований наружных щупалец. Хлорофилловых зерен в этих клетках не было, однако они еще находились в немногих эпидермальных клетках, которые не содержали аггрегировавших масс, и особенно изобиловала ими паренхима в середине пластинки, где было всего несколько зеленых шариков. Эти срезы были смочены раствором иода, и зеленые шарики пожелтели; после этого стали заметны многочисленные мелкие эллиптические частицы крахмала, окрашенные в синий цвет. Эти частицы не были видны на срезах свежих листьев, и я полагаю, что они находились внутри хлорофилловых зерен, из которых обволакивавшая их масса протоплазмы была извлечена и образовала зеленые шарики.

Один из упомянутых выше листьев находился в растворе аммония в течение трех дней, по истечении которых он сделался вялым, так как, очевидно, был убит. Многочисленные зеленые шарики почернели, однако прекрасно сохранили свои очертания. Не было видно ни одного хлорофиллового зерна, зато можно было заметить много частиц крахмала. Если листья помещались на некоторое время в раствор 7 на 1 000, то иногда образовывались значительное количество кашицеобразного зеленого вещества и бесчисленные шарики, но больших аггрегиров-

ших масс не было. Повидимому, в этих случаях раствор был слишком крепок. Степень изменений, которым подвергаются хлорофилловые зерна под влиянием раствора, по неизвестным причинам сильно варирует,— а именно, в некоторых щупальцах, обнаруживавших резко выраженную аггрегацию после 36-часового пребывания в более крепком растворе, еще можно было видеть зерна, но только после того, как они были просветлены уксусной кислотой.

Один лист был помещен на стеклянную пластинку, находившуюся во влажной камере, а два или три его щупальца на одном конце были накрыты тонким стеклом, чтобы помешать им изгибаться, после чего они были смочены раствором аммония 7 на 1 000. Через 24 и 48 часов эти щупальца заключали в себе многочисленные темнопурпурные аггрегировавшие массы. Тем не менее, еще можно было видеть множество хлорофилловых зерен. Однако, в пластинке этого листа, у оснований щупалец наблюдалось несколько шариков нежнозеленого цвета, а в центре — несколько других, пурпурного цвета, окруженных ясно очерченной зеленой зоной. В большинстве клеток, содержавших эти шарики, нельзя было различить ни одного зернышка хлорофилла. По моему мнению, зеленые зоны, окружавшие шарики, несомненно образовались из хлорофилловых зерен; пурпурный цвет центральных шариков показывал, что содержимое клеток первоначально не было зеленым. Другие клетки тех же самых срезов содержали неправильной формы массы пурпурно-зеленого цвета. Как показали наблюдения, они обычным образом медленно изменяли свои формы. Когда к ним была прибавлена уксусная кислота, то зеленые прозрачные шарики и зоны такого же зеленого вещества, окружавшего пурпурные шарики, мгновенно исчезали, очевидно потому, что они растворялись, или, что кажется более вероятным, были убиты и внезапно разрушались. В другом случае кипящая вода и спирт оказали на шарики такое же действие. Щупальца, еще сохранявшие свои хлорофилловые зерна, но с многочисленными очень бледно окрашенными однородными аггрегировавшими массами (находившимися в движении), были смочены уксусной кислотой. Было любопытно наблюдать, как после этого они мгновенно оказались наполненными небольшими прозрачными шариками. Однако через непродолжительное время остались контуры только более крупных масс, затем исчезли и они, а в конце концов и небольшие заключавшиеся в них шарики. С другой стороны, некоторые темно окрашенные твердые аггрегировавшие сферические массы не исчезали и после 24-часового пребывания в уксусной кислоте.

Затем были произведены специальные наблюдения над действием раствора аммония (4 и 7 на 1 000) на эпидермальные клетки верхней поверхности листовой пластинки. В некоторых случаях все эти клетки, неизменно заключавшие, как уже было отмечено, многочисленные хлорофилловые зерна, после погружения в раствор содержали только один или несколько зеленых прозрачных шариков. Но чаще шарики были темнопурпурные или коричневые. Иногда центральный шарик, настолько твердый, что он мог растрескиваться, был окружен хорошо очерченной более бледной зоной. Можно было проследить многочисленные переходы, показывавшие, что несколько мелких шариков и неправильной формы скоплений вещества часто соединяются, и таким образом возникают более крупные округлые массы. Неоднократно наблюдалось, что когда эпидермальные клетки содержали всего один или два больших шарика, то нельзя было найти ни одного хлорофиллового

зерна. Удивительно то, что в эпидермальных клетках зеленых листьев могли возникать темнопурпурные, или коричневые, или почти черные шарики, ибо перед погружением в раствор клеточное содержимое было бесцветно, за исключением хлорофилловых зерен. Однако этот факт становится менее удивительным, если принять во внимание, что эти клетки, находясь на ярком свету, с возрастом приобретают более или менее красный цвет. У некоторых из этих листьев базальные клетки более длинных наружных щупалец вследствие аггрегации их содержимого, образовавшего зеленые или зеленовато-пурпурные массы, приобрели красивую прозрачность. Здесь вовсе не было заметно хлорофилловых зерен. Но в других частях тех же щупалец, где аггрегировавшие массы имели пурпурный оттенок, хлорофилловые зерна были еще ясно видны.

Наконец, представляется несомненным, что хлорофилловые зерна в листьях Drosera, находившихся достаточно долго в слабом растворе аммония, иногда разрываются и образуют просвечивающие зеленоватые шарики значительно меньших размеров, чем первоначальные хлорофилловые зерна. Эти шарики, соединяясь, образуют более крупные массы, которые в свою очередь сливаются в несколько сферических тел или же всего в одно. В других случаях хлорофилловые зерна набухают и соединяются, не распадаясь предварительно на шарики. В течение этих различных изменений аггрегировавшие массы часто окрашиваются видоизмененным клеточным соком, особенно в эпидермальных клетках; или же они могут образовать зону вокруг уже аггрегировавшего клеточного сока, причем в этом случае темный центральный шарик окружается менее темной или светлозеленой зоной прозрачного вещества.

Остается еще рассмотреть, возвращаются ли когда-либо хлорофилловые зерна, после полного слияния или аггрегации, в прежнее состояние и занимают ли они свое нормальное положение у клеточных стенок. Хотя пурпурные аггрегировавшие массы внутри щупалец вскоре вновь растворяются, и клетки наполняются прозрачной пурпурной жидкостью, из этого еще никоим образом не следует, что хлорофилловые зерна также восстанавливаются. Такое явление представляло бы немалый интерес. С целью установить, имеет ли оно место в действительности, на листья растущего растения в течение 5 дней ежедневно наносились капли слабого раствора углекислого аммония (2 на 1 000). Но к моему удивлению, к концу первого дня щупальца оставались развернутыми, причем их железки отличались яркокрасным цветом и обильной секрецией и обнаруживали незначительную аггрегацию. Затем на три красноватых листа были помещены крупные капли раствора 4 на 1 000, причем приблизительно через каждые 18 часов прибавлялись свежие капли. По истечении 41,5 часа после того, как капли впервые были нанесены на листья, на одном листе были исследованы три короткие центральные щупальца, причем оказалось, что клетки были наполнены быстро движущимися аггрегировавшими массами, и нельзя было различить ни одного хлорофиллового зерна. Через 66 часов после нанесения капель листья были хорошо обрызганы водою, а затем были исследованы центральные щупальца второго листа; в них оказалось много аггрегировавших масс и ни одного хлорофиллового зерна. Третий лист был исследован через 5 дней после нанесения капель; в этом случае аггрегировавшие массы, повидимому, распались на небольшие в высшей степени прозрачные шарики. Правда, в двух из

коротких центральных щупалец этого листа клетки у их оснований не содержали аггрегировавшего вещества и были наполнены хлорофилловыми зернами. Представляется вероятным, что если бы эти щупальца были исследованы двумя или тремя днями раньше, то преобладающим оказалось бы обратное положение вещей. У третьего центрального щупальца того же листа в базальных клетках находилось еще много аггрегировавшего вещества, причем здесь можно было видеть несколько хлорофилловых зерен неправильной формы. У других щупалец этого же самого листа и двух других листьев, которые подверглись такой же обработке, некоторые аггрегировавшие массы сделались зернистыми, бесцветными и непрозрачными. Это указывает, что либо раствор был слишком крепок, либо же его было дано слишком большое количество.

Капли густого отфильтрованного настоя сырого мяса были затем нанесены на 7 красноватых листьев; все щупальца у них сильно изогнулись, а железки почернели. Через 22,5 часа эти листья были обрызганы водою, и один из них срезан для исследования. Содержимое пяти коротких центральных щупалец этого листа оказалось в состоянии аггрегации в нижней части у их оснований, и нельзя было найти ни одного хлорофиллового зерна. Некоторые аггрегировавшие массы были почти белыми со слабым зеленым оттенком и быстро двигались. В длинных наружных щупальцах, которые вначале находились в соприкосновении с настоем (т. е. до тех пор, пока они не изогнулись), аггрегация еще не распространилась до нижних базальных клеток, и в них хлорофилловые зерна были еще ясно заметны. Настой был слишком крепок, ибо через 5 дней один из шести оставшихся листьев погиб; два других были сильно повреждены, причем наружные щупальца оказались отмершими, щупальца же на листовой пластинке, хотя и находились в настое более продолжительное время, были еще живы; четвертый лист был значительно поврежден; пятый и шестой имели светлый и здоровый вид, причем их железки, имевшие теперь красный цвет, обильно выделяли секрет. Пять коротких центральных щупалец одного из этих последних листьев были теперь (т. е. через 5 дней) исследованы: у трех из них сохранились только следы аггрегации, и было видно множество хлорофилловых зерен; у четвертого щупальца имелось еще несколько аггрегировавших масс и немного хлорофилловых зерен; у пятого было много аггрегировавших масс и небольшое количество мелкозернистого вещества, причем нельзя было различить ни одного хлорофиллового зерна. Едва ли можно сомневаться, что у четырех из этих пяти щупалец хлорофилловые зерна возвратились в прежнее состояние. У одного из сильно поврежденных листьев, у которого железки центральных щупалец были еще непрозрачны, клетки их ножек содержали некоторое количество аггрегировавшего и немного буроватого зернистого вещества. Здесь вдоль клеточных стенок, в местах, где должны были находиться хлорофилловые зерна, были расположены мелкие шарики. Однако были ли это остатки, еще полностью не исчезнувшие, или же новые восстанавливающиеся зерна, нельзя было установить.

Затем капли более слабого настоя сырого мяса были нанесены на 7 красноватых листьев, которые все обнаружили сильную реакцию. Однако настой был еще слишком крепок. Через 24—25 часов после этого все листья были хорошо обмыты; у двух из них были вырезаны небольшие кусочки, на которых были исследованы несколько коротких щупалец. У одного из этих листьев в нескольких клетках одного

из щупалец, обнаруживавшего более слабую аггрегацию, чем другие, можно было видеть несколько хлорофилловых зерен. На кусочке второго листа нельзя было различить ни одного хлорофиллового зерна ни в одном из коротких центральных щупалец. Затем срезы были помещены в спирт, и через несколько минут все аггрегировавшие массы распались, превратившись в очень мелкозернистое вещество. Однако ни одного хлорофиллового зерна нельзя было найти нигде, за исключением одного упомянутого выше щупальца. Через три дня после первого нанесения капель четыре листа (включая один из тех, у которого был вырезан небольшой кусочек) имели здоровый вид и были вполне или почти развернуты. Пятый лист, у которого точно так же был вырезан кусочек, казался несколько поврежденным. У шестого щупальца были еще согнуты, он казался сильно поврежденным и, повидимому, был почти мертв.

После этого (т. е. на третий день после нанесения капли) были исследованы четыре центральных щупальца здорового листа, у которого кусочек был отрезан через 24 часа после нанесения капли. У большинства базальных клеток трех из этих щупалец сохранились только следы аггрегации; в них можно было видеть много хлорофилловых зерен. Однако последние не имели такой правильной формы и не были так правильно размещены, как нормальные зерна; поэтому я предполагаю, что они находились в процессе восстановления. Две базальные клетки одного из этих щупалец еще содержали большие быстро движущиеся аггрегировавшие массы, и в них нельзя было различить ни одного хлорофиллового зерна. Когда этот срез был смочен раствором иода, аггрегировавшие массы в двух упомянутых выше клетках моментально распались и превратились в буроватое зернистое вещество, а неправильные и, по моему предположению, только что вновь образовавшиеся хлорофилловые зерна в смежных клетках сблизились и слились, образовавши узкую каемку вдоль стенок.

По истечении 4, 6 и 8 дней после нанесения капель на трех листьях были исследованы 15 центральных щупалец. Во всех этих щупальцах, за исключением одного, содержавшего еще много аггрегировавшего вещества, можно было видеть хлорофилловые зерна. Через 11 дней был вновь исследован один из листьев, у которого спустя 24 часа после начала опыта был вырезан небольшой кусочек и у которого тогда большинство центральных щупалец совсем не содержало хлорофилловых зерен. Центральные щупальца имели совершенно здоровый вид и выделяли секрет. У 8, из их общего числа — 10, клетки содержали хлорофилловые зерна обычного вида. В двух других щупальцах было еще много аггрегировавшего вещества, и обычные хлорофилловые зерна отсутствовали, но было несколько хлорофилловых зерен неправильной формы. Что касается второго листа, с которого был срезан небольшой кусочек и у которого центральные щупальца тогда (т. е. через 24 часа) не содержали ни одного хлорофиллового зерна, то теперь (т. е. через 11 дней) лишь очень немногие из центральных щупалец имели здоровый вид. Но у двух из них, совершенно не обнаруживавших признаков повреждения, во всех клетках от железок до основания наблюдалось бесчисленное множество превосходных хлорофилловых зерен.

Рассматривая всю совокупность приведенных здесь фактов, едва ли можно сомневаться, что в листьях Drosera хлорофилловые зерна вновь восстанавливаются как только распадутся аггрегировавшие массы, и даже раньше, чем они полностью вновь растворятся.

Drosophyllum lusitanicum.— Ножки щупалец имеют яркозеленую окраску благодаря содержащимся в них многочисленным зернам хлорофилла. Два листа в течение 23 и 24 часов находились в растворе углекислого аммония (4 на 1 000), после чего клетки ножек содержали бесчисленное множество шариков, из которых одни были много меньше, а другие — много больше, чем зерна хлорофилла; здесь же находились и неправильной формы более или менее слившиеся массы прозрачного яркожелтого вещества, которое при смачивании спиртом мгновенно распадалось, образуя мелкозернистую массу. Я напрасно искал зерен хлорофилла во многих из этих щупалец. Другой лист был помещен в более слабый раствор, 2 на 1 000, всего на 16,5 часов. Но этого оказалось достаточным, чтобы в изобилии образовались желтые просвечивающие тела, которые на глазах, хотя и медленно, но очень заметно, меняли свою форму. Во многих, хотя и не во всех, клетках этого листа зерна хлорофилла были еще видны совершенно ясно. Несколько листьев были помещены на 48 часов и в более крепкие и в более слабые растворы. В результате желтые шарики и массы превратились в буроватое зернистое вещество. В этом отношении аггрегировавшие массы Drosophyllum отличаются от таких же масс Drosera и Dionaea. Листья помещались также на 24 и 48 часов в настой сырого мяса. Однако в этих условиях образование желтых аггрегировавших масс не имело места и зерна хлорофилла были попрежнему ясно видны. Это своеобразное отличие в действии настоя сырого мяса на щупальца этого растения, по сравнению со щупальцами Drosera, вероятно можно отнести за счет того обстоятельства, что у Drosophyllum они служат почти исключительно для выделения липкой жидкости, которою захватываются насекомые, тогда как способностью переваривать и всасывать наделены, как я выяснил в моем сочинении «Насекомоядные растения» [глава XV], главным образом мелкие железки, сидящие на пластинках листьев.

Так как у трех предыдущих родов хлорофилловые зерна при длительном действии слабого раствора углекислого аммония проявляют тенденцию аггрегировать, образуя движущиеся массы, то я думал, что подобную реакцию будут обнаруживать зерна у всех насекомоядных растений. Однако это не подтвердилось. Погружение листьев обыкновенной Pinguicula в раствор аммония и в настой сырого мяса не вызвало аггрегации хлорофилловых зерен, хотя в железистых волосках образовались многочисленные прозрачные шарики. Далее, погружение в углекислый аммоний кусочков молодых и старых кувшинчиков Nepenthes (садовая гибридная разновидность) вызвало в железках внутренней поверхности кувшинчика и в наружных эпидермальных клетках появление бесчисленных более или менее слившихся шариков различной величины. Они состояли из прозрачного вещества, либо почти бесцветного, либо же с бурым, оранжевым, пурпурным или зеленоватым оттенком. Однако на зерна хлорофилла раствор действия не оказывал.

Sarracenia purpurea.— Кувшинчики этого растения явно приспособлены к ловле и потоплению насекомых. Однако сомнительно,* могут ли они их переваривать или обладают ли они хотя бы способностью поглощать вещества из разлагающихся остатков этих насе-

* См. интересные данные о внутренних эпидермальных клетках у А. Баталина «Über die Funktion der Epidermis in den Schläuchen von Sarracenia etc.» 1880. Оттиск из «Acta Horti Petropolitani», t. VII, 1880.

комых. Было произведено много наблюдений, однако достаточно привести один пример. Кусочек кувшинчика был помещен на 24 часа в раствор 4 частей углекислого аммония на 1 000 частей воды, а затем еще на 24 часа в раствор 7 на 1 000. В клетках паренхимы, особенно расположенных возле сосудистых пучков, было много шариков и аггрегировавших масс яркооранжевого прозрачного вещества. Шарики такого же и различных других оттенков находились и в эпидермальных клетках, особенно на внутренней поверхности кувшинчика. Некоторые из этих шариков были такого же бледнозеленоватого цвета, как и разбухшие хлорофилловые зерна, которые можно было еще коегде различить, причем они часто были собраны в округлые массы. Во многих эпидермальных клетках, содержавших шарики, хлорофилловых зерен не было заметно, хотя они в изобилии находились в эпидермисе свежих листьев. Этот факт главным образом и заставляет меня думать, что хлорофилловые зерна иногда так тесно сливаются друг с другом, что образуют шарики, часто перемешанные с аггрегировавшим и окрашенным клеточным соком. Когда к этим срезам прибавляли раствор иода, то бледно окрашенные шарики и аггрегировавшие массы неправильной формы делались яркооранжевыми, причем иногда они были усеяны сверху синими крупинками крахмала. Ни иод, ни спирт, ни уксусная кислота не вызывали немедленного их распада и исчезновения. В этом отношении они отличаются от недавно аггрегировавших масс у Drosera, хотя и у этого последнего растения указанные реагенты не оказывают действия на более старые и более твердые массы, образовавшиеся путем аггрегации. Многие клетки содержали зеленое зернистое вещество, возникшее или вследствие механического раздробления хлорофилловых зерен, или вследствие их распада. Уксусная кислота иногда заставляла это зернистое вещество мгновенно менять окраску, сообщая ему тот же оранжевый цвет, в который были окрашены аггрегировавшие массы.

Оранжевые шарики и различной формы массы можно было видеть на многих срезах кувшинчиков, находившихся в течение различных промежутков времени в растворах аммония различных концентраций. У многих из них разбухшие зерна хлорофилла в большей или меньшей степени сливались. Их первоначальную природу можно было распознавать по извилистым очертаниям и зеленоватой окраске. Самопроизвольного изменения их форм не наблюдалось, однако этого и нельзя было ожидать на срезах. Кусочки кувшинчика, находившиеся в дестиллированной воде в течение приблизительно трех дней, не обнаруживали ни одного оранжевого шарика или аггрегировавшей массы. Однако наблюдалось несколько бесцветных жировых шариков, растворявшихся в спирту. Можно было еще различать и хлорофилловые зерна, хотя и сильно разбухшие в большинстве случаев. Таким образом, можно сделать вывод, что хлорофилловые зерна Sarracenia под влиянием углекислого аммония часто подвергаются аггрегации, но что они реагируют не так легко, как хлорофилловые зерна Dionaea и Drosera.

Листья с железистыми волосками и другие листья.— Как указано в моих «Насекомоядных растениях», раньше я наблюдал, что железистые волоски некоторых растений поглощают углекислый аммоний и животное вещество, вследствие чего в них происходит аггрегация. В виду этого листья с такими волосками и другие, лишенные волосков, погружались в растворы углекислого аммония (4 и 7 на 1 000)

обыкновенно на 24 часа. Не было обнаружено заметного действия на хлорофилловые зерна, если не считать случайного их перемещения, в следующих случаях (растения выбирались почти наугад, но относящиеся к различным семействам): во-первых, у растений, листья которых имеют немногочисленные или вовсе не имеют железистых волосков, а именно: Brassica, Fumaria, Fuchsia, Robinia, Oxalis, Tropaeolum, Euphorbia, Stapelia, Beta, Allium, Lemna, один вид папоротника (Nephrodium), Marchantia и один вид мха. Не обнаружили никакой реакции также хлорофилловые зерна у двух видов Saxifraga (за исключением одного случая, когда они образовали массы, напоминающие по форме лошадиную подкову,— они будут сейчас описаны), а также у *Primula sinensis*,— хотя листья у этих трех видов покрыты железистыми волосками, поглощающими углекислый аммоний и обнаруживающими аггрегацию. Молодые листья *Dipsacus silvestris* были погружены на 24 часа в раствор 7 на 1 000, и в клетках верхнего эпидермиса, не содержащих вовсе хлорофилловых зерен, образовались большие желтоватые сильно преломляющие свет шарики, тогда как в других частях листа зерна не обнаружили никаких признаков аггрегации. Когда срезы смачивались уксусной кислотой или спиртом, шарики в эпидермальных клетках быстро исчезали, приблизительно также, как это происходило с недавно аггрегировавшими массами в клетках Drosera.

Листья *Cyclamen persicum*, повидимому, не имевшие никаких железистых волосков, были оставлены на 43 часа в растворе 7 на 1 000; в результате хлорофилловые зерна соединились в группы. В некоторых местах зерна ясно сохраняли свои очертания. Однако в других местах они образовали совершенно однородные яркозеленые массы в форме подковы. После обесцвечивания спиртом можно было видеть, что зерна совершенно слились друг с другом. Замечательно, что многие из центральных клеток возле сосудистых пучков содержали сферические или же причудливой формы массы слившихся шариков из бледносинего прозрачного вещества. В другой помещенной здесь статье аналогичный результат действия углекислого аммония описан для подземных побегов и корневищ *Mercurialis perennis*. Листья были оставлены в растворе еще на 24 часа, после чего подковообразные массы исчезли, превратившись в кашицеобразное вещество. После того, как листья этого Cyclamen были погружены в воду на 47 часов, хлорофилловые зерна в них соединились в группы, что, как известно, происходит при всяком повреждении. Никаких признаков слияния их нельзя было заметить; не было заметно также и бледносиних шариков. Такие же подковообразные массы наблюдались, правда всего в одном случае, в листьях *Nicotiana tabacum* после их погружения в раствор. То же самое наблюдалось и в стеблях *Euphorbia Peplus*. Участки, вырезанные из листа *Mirabilis Jalapa*, находились в течение 16,5 часа в растворах 4 и 7 на 1 000, и хлорофилловые зерна во многих клетках совершенно слились, образовавши подковообразные массы или кольца. Они оказались настолько твердыми, что при разрыве клеток выступали наружу. Когда эти подковообразные массы и кольца смачивались уксусной кислотой, они делались настолько прозрачными, что едва можно было различить даже их очертания. Если у этих растений, и особенно у Cyclamen и Mirabilis, слившиеся хлорофилловые зерна, образовавшие подковообразные массы, остаются еще живыми (а это представляется вероятным, если судить по их яркозеленому цвету

и, кроме того, у первого растения — по их распадению после дополнительного погружения на 1 день в раствор, а у второго — по действию на них уксусной кислоты), то в этих случаях мы имеем первую ступень процесса, который у некоторых растений ведет к образованию самопроизвольно движущихся масс, свободно лежащих в клеточном соке.

Pelargonium zonale.— Действие, производимое погружением листьев этого растения на 24 или 48 часов в растворы 4 или 7 частей углекислого аммония на 1000 частей воды, вызывает немалое недоумение. Листья покрыты железистыми волосками, поглощающими аммоний и подвергающимися агрегации. Кроме того, в большинстве эпидермальных клеток, не имеющих вовсе зерен хлорофилла, в изобилующих ими палисадных клетках, а также в паренхиме, обыкновенно, но не всегда появляются многочисленные, почти бесцветные блестящие просвечивающие шарики. Более мелкие шарики сливаются, превращаясь таким образом в большие. Для образования шариков иногда оказывался достаточным раствор всего 2 на 1 000. Спирт обычно не действовал на шарики, но иногда он растворял их. Если после погружения в спирт обработать их раствором иода, то вскоре они почти исчезают. Но опять-таки это имеет место не всегда. Уксусная кислота всегда вызывала быстрое их исчезновение без всякого вскипания, причем иногда оставался небольшой зернистый осадок. Это наблюдалось и в листьях, которые так долго находились в растворе, что отмирали. Кислота растворяла, конечно со вскипанием, кристаллические шарики карбоната кальция, которые встречаются во многих палисадных клетках. При добавлении серного эфира более мелкие шарики прозрачного вещества исчезали в течение нескольких минут, тогда как более крупные делались буроватыми и зернистыми в центральной части. Однако это зернистое вещество через некоторое время исчезало, оставляя пустые прозрачные мешочкообразные оболочки. Следы подобных перепончатых оболочек можно было иногда обнаружить после применения уксусной кислоты. Едкий калий не оказывал быстрого действия на шарики, но иногда заставлял их разбухать. Я не знаю, какие заключения можно было бы сделать, на основании действия этих нескольких реагентов, о природе шариков и аггрегировавших масс, в которых я никогда не наблюдал никакого движения.

В двух или трех случаях палисадные клетки листьев, находившихся в растворах, не содержали больших прозрачных шариков, а были переполнены бесчисленными, часто неправильной формы, более или менее слившимися частицами, из которых многие были значительно меньше хлорофилловых зерен. Это наблюдалось у листа, погруженного всего на 18,5 часа в раствор 4 на 1000. После просветления срезов этого листа спиртом, он был смочен раствором иода, и шарики быстро сблизились между собою или слились, образовавши неправильные аморфные массы.

Было трудно установить, смешиваются ли когда-либо хлорофилловые зерна с другими веществами, способствуя таким путем образованию прозрачных шариков. Трудность отчасти была обусловлена тем, что на зерна легко оказывала действие вода. Так, например, в некоторых срезах, сделанных в воде и в нее же помещенных, а затем просветленных спиртом, нельзя было различить никаких зерен; между тем, они были ясно видны в срезах того же листа, не подвергавшихся смачиванию перед перенесением в спирт. В неповрежденных

листьях, находившихся в течение 47 часов в воде, многие зерна также оказались распавшимися. Здесь следует добавить, что в этих листьях не было видно ни одного шарика. Не было их также в листьях, слегка поврежденных погружением на 24 часа в очень слабый раствор осмиевой кислоты. Не было их и в листе, находившемся в течение 24 и в течение 50 часов в настое сырого мяса. В этом листе хлорофилловые зерна во многих местах были еще видны, но иногда были собраны в группы. Как ни трудно установить влияние углекислого аммония на хлорофилловые зерна, главным образом благодаря действию на них воды, все же на основании переходов, которые можно было проследить, и отсутствия хлорофилловых зерен в клетках, содержавших один или два больших шарика, я прихожу к мысли, что в палисадных и паренхимных клетках вещество, образовавшееся вследствие распада зерен, сначала аггрегирует вместе с другим веществом, происходящим из клеточного сока, образуя мелкие шарики, а затем эти последние соединяются в более крупные шарики. Я приведу только один пример: один лист был погружен на 22,5 часа в раствор аммония 4 на 1000; в срезах, после просветления их в спирту, во многих местах можно было ясно видеть хлорофилловые зерна, в других местах — только очень мелкозернистое вещество, и в очень немногих клетках мелкие прозрачные шарики. Лист был оставлен в растворе еще на 24 часа, и после этого срезы, просветленные в спирту, обнаруживали множество мелких блестящих и прозрачных шариков, многие из которых были меньше, чем немногочисленные оставшиеся хлорофилловые зерна. Наблюдались также другие, значительно более крупные прозрачные шарики, более или менее слившиеся, которые при смачивании уксусной кислотой мгновенно исчезали.

Лист был погружен в раствор 4 частей фосфорнокислого аммония на 1000 частей воды, и через 23 часа нельзя было заметить никаких следов аггрегации. Затем он был оставлен в растворе еще на 24,5 часа, и после этого просветленные в спирту срезы обнаруживали не только мелкие бесцветные блестящие шарики меньших размеров, чем немногочисленные оставшиеся зерна хлорофилла, но также множество больших шариков, более или менее собранных вместе. В клетках, содержащих эти шарики, хлорофилловых зерен не было видно. Шарики, и большие и малые, мгновенно исчезали при добавлении уксусной кислоты, как и шарики, образовавшиеся при действии углекислого аммония. Повидимому, обе эти соли действуют одинаково, но фосфорнокислая действует медленнее, чем углекислая, что наблюдалось также в опыте с Drosera. Лист, находившийся 45 часов в растворе 2 частей азотнокислого аммония на 1000 частей воды, оказался в значительной степени инфильтрированным и потемневшим. Однако никаких шариков не образовалось. Впрочем, некоторые хлорофилловые зерна слились, все еще продолжая оставаться у клеточных стенок.

Spirogyra (*crassa*?).— Когда нити этой водоросли были помещены в раствор углекислого аммония (4 на 1000), то через несколько минут клеточный сок сделался непрозрачным вследствие образования бесчисленных зернышек, а зеленая спиральная хлорофилловая лента вскоре начала сжиматься. Нить была смочена раствором под покровным стеклом в 11 часов 10 минут утра (4 окт.) и к 11 часам 25 минутам клеточный сок всюду сделался зернистым. В двух клетках заостренные концы хлорофилловой ленты и неправильные боковые выступы оказались втянутыми внутрь, так что теперь эти ленты казались значительно более

гладкими и тупыми, чем прежде. В двух соседних клетках ленты превратились в округлые массы, окружающие ядра.

В 12 часов 50 минут две клетки были избраны для дальнейших наблюдений. В одной из них лента, вначале спиральная, составляла теперь слой приблизительно одинаковой толщины, за исключением трех углов, где были округлые утолщения, тесно прилегавшие к двум поперечным и одной из продольных стенок клетки. К 4 часам после полудня слой у продольной стенки сделался посередине настолько тонким, что составлял только нить, которая в 4 часа 15 минут разорвалась и исчезла. Верхний (по отношению к наблюдателю) конец слоя после этого быстро сократился и образовал грушевидную массу. У нижнего конца клетки слой к этому времени принял форму гимнастической гири; впрочем, вскоре после этого он сделался цилиндрическим. В 7 часов 10 минут вечера вид клетки крайне изменился. В верхнем конце находились теперь две плохо очерченные массы, а у нижнего два несколько неправильной формы шарика зеленого вещества, соединенных вместе тонкой лентой. В 8 часов следующего утра большая овальная масса лежала наискось поперек верхнего конца клетки, причем два ее конца соединялись лентам с двумя шариками в нижних углах.

Изменения, наблюдавшиеся в это же время в другой клетке, были почти так же велики. Спиральная лента сначала превратилась в два слоя, прилегающие к двум поперечным стенкам и соединенные между собою извилистой продольной лентой. В 4 часа после полудня в одном из углов находилась большая грушеобразная масса, сократившаяся, пока ее наблюдали, в овальную массу; в противоположном же углу помещался небольшой темнозеленый шарик. К 7 часам 10 минутам вечера сформировались две сферические массы и одна овальная, причем последняя к следующему утру образовала сильно удлиненную темную ленту, а вместо двух шариков теперь оказался всего один. В то же время две соседние клетки заключали четыре и пять овальных или сферических хлорофилловых шарика, но одна клетка все еще сохраняла спиральную ленту. Спирт и уксусная кислота производили на эти массы такое же просветляющее действие, как и на обыкновенные хлорофилловые зерна.

Нити этой водоросли были помещены на 26 часов в раствор всего 1 части углекислого аммония на 1000 частей воды. Однако этого оказалось достаточным для образования в клеточном соке некоторого количества зернистого осадка, и многие клетки заключали, вместо спиральной ленты, сферические, овальные или грушевидные массы (а в одном случае массу в форме полумесяца), соединенные между собою тончайшими нитями зеленого вещества, одна из которых на глазах наблюдателя разорвалась, после чего грушевидная масса быстро приняла почти сферическую форму. Изменения формы и движения хлорофилловой ленты, наблюдавшиеся в нескольких предыдущих случаях под влиянием раствора аммония, во многих отношениях очень напоминают собою те, которые можно наблюдать внутри щупалец Drosera. Указанный выше слабый раствор был, повидимому, благоприятным для здоровья растений, ибо после шестидневного пребывания в нем они выглядели более зелеными и более здоровыми, чем другие растения той же пробы, находившиеся в чистой воде. Клеточный сок содержал еще буроватое зернистое вещество, а многие клетки — овальные или сферические массы.

Буроватое зернистое вещество всегда осаждается быстро, и когда три молодые клетки, прозрачные как стекло, были смочены раствором 7 на 1000, то осаждение произошло мгновенно. Через некоторое время зернышки либо оседали на протоплазме, выстилающей стенки клеток, либо оказывались собранными в одну или две сферические массы в середине клетки. Эти шарики, повидимому, состояли из нежной оболочки с прилегающими к ней изнутри зернышками, заключающей клеточный сок. Было ясно, что они находились внутри спиральной хлорофилловой ленты. Их вид напоминал мне мешочкообразные массы, образующиеся иногда в клетках темнокрасных листьев Drosera при действии на них аммония. В одном случае зернышки оказались собранными в спиральную ленту. Спирт, серный эфир, уксусная кислота и раствор иода не оказывали на них действия. Спирт заставлял протоплазму, прилегающую к стенкам, сокращаться, вследствие чего зернистое вещество и все хлорофилловые тельца перемещались к центру клетки.

Три другие водоросли из рода Conferva были помещены в раствор углекислого аммония, и над ними были произведены наблюдения. У первой, у которой стенки клеток были усеяны хлорофилловыми зернами, сначала наблюдалась слабая аггрегация, а затем все зерна распались. У второго вида, нити которого были чрезвычайно тонки, раствор не произвел никакого действия. У третьего хлорофилловые тельца соединились и образовали шарики. Если виды в этом семействе трудно различимы, то систематики, вероятно, могли бы извлечь пользу из наблюдений над различным действием на эти виды раствора углекислого аммония.

Заключение.— Из фактов, приведенных в этой статье, мы видим, что определенные соли аммония, особенно углекислая соль, вызывают в клеточном соке различных растений, относящихся к далеко отстоящим друг от друга группам, быстрое осаждение зернышек, повидимому, белковой природы. Зернышки оказываются иногда собранными в округлые массы. Те же соли, а у Drosera и настой сырого мяса, обнаруживают своеобразное действие на хлорофилловые зерна, заставляя их у некоторых видов совершенно сливаться друг с другом, либо вместе с аггрегировавшим клеточным соком, либо же отдельно от него. Аггрегация является, повидимому, прижизненным процессом, так как она не происходит в только что убитых клетках. Каждый фактор, убивающий клетку, заставляет уже аггрегировавшие массы мгновенно распадаться. Кроме того, эти массы в некоторых случаях обнаруживают непрерывные движения. Процесс аггрегации заходит нередко так далеко, что массы теряют способность к движению и не так легко распадаются, если клетки подвергнуть какому-либо смертоносному воздействию. На основании этих фактов и других соображений и особеннно на основании действия, производимого на хлорофилловые тельца углекислым аммонием, я прихожу к мысли, что аггрегировавшие массы заключают живую протоплазму, которой может быть приписана их способность к движению. Наиболее замечательной особенностью всего этого явления нужно считать то, что у Droseraceae самые разнообразные раздражения (даже раздражение, передаваемое из отдаленной части листа) вызывает процесс аггрегации. Происходящие в течение нескольких дней вторичное растворение твердых аггрегировавших масс и особенно регенерация хлорофилловых зерен также представляют собою замечательные явления.

ДЕЙСТВИЕ УГЛЕКИСЛОГО АММОНИЯ НА КОРНИ НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ *

ЧАРЛЗА ДАРВИНА

Доктора наук, Члена Королевского Общества

[*Доложено 16 марта 1882 г.*]

Много лет назад я заметил, что при погружении корней *Euphorbia Peplus* в раствор углекислого аммония в клетках менее чем через минуту осаждается большое количество мелких зернышек, причем это явление распространяется от кончика вверх по корню из клетки в клетку. ** Этот факт казался мне заслуживающим дальнейшего исследования. Поэтому растения того же вида Euphorbia выкапывались вместе с комом земли, и корни их начисто отмывались путем помещения на короткое время в воду. Затем несколько более тонких прозрачных корешков исследовались непосредственно, а из более толстых делались срезы, обычно моим сыном Френсисом, который помогал мне во многих отношениях. Оказалось, что все клетки были бесцветны и не содержали твердых веществ, если не принимать во внимание млечных сосудов. Если же эти корни оставлялись на несколько минут или на несколько часов в растворах углекислого аммония различной крепости, от 1 до 7 частей на 1000 частей воды, то их вид удивительным образом изменялся. Достаточно было раствора 1 части на 10000 частей воды, чтобы в течение 24-х часов получить этот результат. В хорошо выраженных случаях продольные ряды клеток, находящихся возле кончика корня, за исключением крайних, образующих верхушку, наполнялись коричневым зернистым веществом и делались благодаря этому непрозрачными. Длительное погружение в воду не давало такого эффекта. Зернистые массы имели такую же прямоугольную форму, как и клетки, в которых они были заключены, но спустя один-два дня они делались круглыми, что, повидимому, было связано с сокращением протоплазматического содержимого. Выше темнокоричневых клеток, которые образуют поперечную зону возле самого кончика, соответствующую, очевидно, зоне наиболее быстрого роста, корни, как это было видно при большом увеличении, были покрыты продольными более темными и более светлыми коричневыми полосами. Более

* [Напечатано в «The Journal of the Linnean Society. Botany», vol. XIX, No. 120, pp. 239—261, London, 1882 (June 26)].

** «Insectivorous Plants», 1875, p. 64 [см. этот том, стр. 349—350]. Это явление в то время, 22 года пазад, исследовалось только случайно; я полагаю, что допустил большую ошибку относительно Lemna. Предположение, что я наблюдал тогда какой-то другой вид или что время года сильно влияет на поведение корней, не представляется вероятным.

темный цвет связан с присутствием бесчисленных округлых зернышек коричневатого вещества, причем содержащие их клетки расположены продольными рядами, между тем как другие продольные ряды лишены зернышек. В нескольких случаях ряды слабо отличались по окраске, и однако в более темных клетках нельзя было различить никаких зернышек; я полагаю, что они были невидимы вследствие их слишком малых размеров. Иногда в верхних частях корней зернышки сливались, образуя одну или две небольших массы стекловидного коричневого вещества. Иногда полосатость распространялась от верхушек самых тонких корешков вверх вплоть до стебля растения.

При поверхностном наблюдении можно было бы сказать, что продольные ряды коричневатых и почти бесцветных наружных клеток правильно чередуются один с другим; однако более тщательное исследование часто обнаруживало, что два или три смежных ряда клеток могут содержать зернышки, а в других местах два или три таких же ряда содержат только бесцветную жидкость. В одном случае много примыкающих друг к другу продольных рядов содержали зернышки, но тенденция к чередованию даже и здесь была хорошо выявлена, так как чередующиеся ряды отличались окраской, благодаря большему или меньшему содержанию зернышек. В основных частях корня чередование часто совершенно отсутствовало, так как все наружные клетки содержали зернышки. Если продольный ряд клеток с зернышками проследить вверх вдоль корешка, то видно, что он вскоре прерывается одной или несколькими бесцветными клетками, но мне удавалось находить до 18 клеток в одном ряду, сплошь содержащих зернышки. Далее продольный ряд бесцветных клеток точно так же через некоторое время сменяется рядом, содержащим зернистое вещество. Так как корень кверху утолщается, то некоторые из продольных рядов клеток делятся на два ряда, причем ряд, содержащий зернышки, может разделиться на два таких же ряда или же на один ряд с зернышками и другой без них; то же самое происходит и с делящимися рядами бесцветных клеток. Я не мог обнаружить ни малейшей разницы ни в форме, ни в величине, ни в каких либо других отличительных признаках между клетками одного и того же ряда, содержащими зернышки и лишенными их.

Недалеко от кончика корня после погружения в раствор коричневое зернистое вещество скопляется в наружных клетках; часто это относится также к клеткам корневого чехлика. В верхних частях корня слой клеток, образованный чередующимися продольными рядами с зернышками и без них, иногда ограничен снаружи слоем пустых клеток, которые, как я предполагаю, почему-либо лишились своего содержимого и были готовы к отслаиванию. Кроме наружных клеток с зернышками и без них, многие отдельные клетки в паренхиме на различной глубине от поверхности и все или некоторые удлиненные клетки эндодермы, окружающие центральный сосудистый пучок, содержат в большем или меньшем количестве зернистое вещество, тогда как ни одна из этих клеток не содержала какого-либо твердого вещества до погружения корней в раствор.

Я был бы мало удивлен действием, вызванным раствором, если бы все клетки одного и того же рода (например, все наружные или все паренхимные клетки) были затронуты одинаково. Особенно замечательна сильная тенденция к чередованию в наружных клетках. На этих последних можно наблюдать еще другой замечательный факт,

а именно, что те из них, которые содержат зернышки, не образуют корневых волосков, возникающих исключительно из бесцветных и кажущихся пустыми клеток. На продольном разрезе одного корня 62 волоска были прослежены книзу до таких бесцветных клеток, и я не мог найти ни одного, который развился бы из клетки, содержащей зернышки. Но в дальнейшем я вернусь еще к этому вопросу.

Что касается быстроты осаждения зернистого вещества у корешков, помещенных под покровное стекло и смоченных несколькими каплями раствора, то частичное осаждение происходит прежде, чем можно успеть поместить препарат под микроскоп и установить его в фокусе. Тонкий корешок был приготовлен для наблюдений, и капля раствора (7 на 1000) помещена на край покровного стекла; через 20 секунд клетки вблизи кончика слегка помутнели. Другой тонкий корешок был помещен таким образом, что его кончик выступал из-под покровного стекла; фокус был установлен на точке, находившейся в расстоянии 0,07 дюйма от кончика, на который затем была помещена капля раствора; клетки на вышеуказанном расстоянии помутнели через 2 м. 30 с.

Кроме растворов углекислого аммония, отложение зернышек в тех же клетках, как и в предыдущих случаях, вызывали также растворы других веществ. Заметным образом оно происходило в растворе 4 частей фосфорнокислого аммония на 1000 частей воды, однако реакция протекала не так быстро, как в углекислом аммонии. То же самое относится и к азотнокислому аммонию. Раствор одной части фуксина, содержащего азот, на 50000 частей воды производил заметное действие. Раствор 2,5 частей чистого углекислого натрия на 1000 частей воды вызывал через 24 часа сильное побурение клеток возле кончика вследствие образования в них мелкозернистого вещества. В выше расположенных участках корешков продольные ряды клеток, содержащих или крупные зернышки или бледнокоричневую жидкость без каких-либо следов зернышек, чередовались с рядами бесцветных клеток. Наконец, при погружении всего на один час в налитую на часовое стеклышко воду, к которой были прибавлены две капли однопроцентного раствора осмиевой кислоты, корешки приобретали необычный вид, а именно внешние клетки в чередующихся рядах, некоторые паренхимные и большинство эндодермальных клеток содержали большое количество почти черного зернистого вещества.

Насколько я мог проследить, зернышки, образовавшиеся под влиянием углекислого аммония, в дальнейшем никогда не растворяются. Корни, не отделенные от живых растений, погружались в растворы 1 части углекислого аммония на 500, 2000 и 4000 частей воды, и зернистое вещество обычным образом осаждалось в клетках. Затем корешки помещались во влажный торф или в воду на различные промежутки времени, от 2 до 15 дней, между тем как стебли и листья оставались в воздухе на свету. Затем в различное время корешки вновь подвергались осмотру, и почти во всех случаях в клетках можно было обнаружить зернышки. Необходимо, однако, отметить, что хотя сами растения имели здоровый вид, более нежные корешки оказывались вялыми и иногда обнаруживали ясные признаки разложения. Таким образом, было очевидно, что при обработке, которой они подвергались, вероятнее всего при их погружении в раствор, корешки сильно повреждались.

Что касается природы зернышек, то я могу сказать лишь немногое. При длительном погружении в алкоголь или в уксусную кислоту, а также при смачивании серным эфиром они не растворялись. Они

не растворялись также в 10-процентном растворе поваренной соли, которая применялась по указанию м-ра Вайнса, установившего, что этот раствор частично или полностью растворяет алейроновые зерна. При помещении срезов или корешков со *свеже осажденными* зернышками на день или два в глицерин и воду зернышки иногда распадались и переставали быть видимыми, а клеточный сок приобретал в этом случае буроватую окраску. Если срезы или тонкие корешки нагревались в течение короткого времени в растворе едкого калия средней концентрации и затем оставлялись в нем на день или два, то зернышки растворялись. На основании этих нескольких фактов я предполагаю, что зернышки имеют белковую природу.

Если корешки погружались на 2 или 3 минуты в воду, нагретую до температуры 210—212° F, а затем переносились в крепкий раствор углекислого аммония, то зернистое вещество не выпадало в осадок. Повидимому, отсюда можно заключить, что это явление происходит только в живых клетках. С другой стороны, зернышки часто образовывались в клетках корневого чехлика, притом даже в отделившихся, которые едва ли могли быть живыми. Следует добавить, что эти клетки корневого чехлика окрашивались в слабом растворе фуксина в более яркий розовый цвет, чем клетки других частей корешков.

Другие молочайные растения.— Наружные клетки корней *Euphorbia amygdaloides* оказались значительно менее чувствительными (16 ноября) к действию раствора углекислого аммония, чем клетки *Euphorbia Peplus*. Кое-где две или три клетки в одном ряду содержали буроватые зернышки; очень много их было в удлиненных клетках эндодермиса. Почти то же самое можно сказать и относительно *E. myrsinites*, хотя у большинства образцов клетки с зернышками встречались еще реже. На корни двух суккулентных видов, *E. rhipsaloides* и *ornithopus*, раствор, повидимому, вовсе не подействовал.

Обращаясь теперь к другим родам семейства молочайных, следует отметить, что корни *Poinsettia pulcherrima*, *Manihot glaziovi*, *Croton oblongifolium* и *Hevea Spruciana* не обнаруживали действия раствора. Не обнаруживали его также и корни *Mercurialis perennis*, поскольку речь идет о наружных клетках. Местами отдельные клетки в паренхиме становились синими, однако подробному исследованию они не подвергались.* Если судить на основании примеров, которые будут здесь приведены, то, вероятно, эти клетки содержали зернышки, осажденные раствором аммония.

С другой стороны, у корней *Phyllanthus compressus* погружение на 21 час в раствор 4 частей углекислого аммония на 1000 частей воды

* Корневища и подземные части стебля этого растения имеют белую окраску. Однако, после того как они погружались на один день в раствор аммония, они частично становились бледно- или яркосиними. Это изменение окраски происходило иногда и в частях, находившихся в воздухе и не подвергавшихся действию раствора. Так как подобное изменение происходит в определенных клетках корней различных растений после их погружения в раствор, то я обратился к м-ру Сорби с просьбою быть настолько любезным исследовать корневища и подземные стебли Mercurialis. Он сообщил мне, что не может понять причины изменения окраски. Правда, он не мог уделить времени, необходимого для полного исследования. Он нашел, что при кипячении корневищ и стеблей в спирте из них выделялось вещество, растворимое в воде, которое, повидимому,так быстро переходило в коричневое вещество с нежным зеленым оттенком, что действительного изменения нельзя было проследить. В общем, эти явления значительно отличались от тех, которые он наблюдал на синих цветах.

вызывало заметную реакцию, хотя в несколько ином роде, чем у корней *Euphorbia Peplus*. Во многих прилегающих друг к другу продольных рядах наружные клетки частично содержали буроватые зернышки, между тем как в расположенных неподалеку других местах многие смежные ряды были бесцветны и пусты, т. е. не содержали твердого вещества. Например, в одном месте 13 продольных рядов с зернышками проходили один возле другого, за ними следовал один ряд пустых клеток, и затем по меньшей мере 9 рядов с зернышками. В другом месте все 13 смежных рядов клеток были пусты. Если удавалось проследить один из этих рядов на некоторое расстояние вверх или вниз по корню, то оказывалось, что он менял свой характер, приобретая или теряя зернистость, а затем снова принимал прежний характер. Вблизи кончиков корешков все продольные ряды клеток содержали буроватое вещество. Однако в нескольких случаях это вещество состояло из небольших темнокоричневых шариков, возникших, повидимому, в результате соединения зернышек. Эндодермальные клетки вокруг сосудистого пучка содержали или подобные шарики или зернистое вещество.

Так как многие смежные ряды клеток на поверхности корней этого растения имели сходный характер, то представлялась прекрасная возможность выяснить отношение корневых волосков к клеткам. На нескольких срезах через корень было видно, что, как общее правило, волоски возникали исключительно из бесцветных пустых клеток, и ни один из них не был образован клетками, содержащими зернышки. В двух случаях, правда, наблюдались частичные исключения из этого правила: в одном случае наружные стенки двух смежных клеток и в другом случае наружные стенки четырех смежных клеток выдавались вперед, образуя короткие тупые сосочки, заключавшие зернышки. Эти сосочки в точности походили на начинающие образовываться корневые волоски. Неизвестно, однако, достигли ли бы они когда-либо своего полного развития.

Все наружные клетки вблизи кончика корешка в этом и во многих других случаях содержали вещество, на которое оказывал действие углекислый аммоний; на основании различного внешнего вида клеток я был одно время склонен предполагать, что во всех клетках, расположенных в более высоких зонах корня, это вещество оставалось до тех пор, пока оно не потреблялось в некоторых из них вследствие образования корневых волосков. Следовательно, последние должны были бы возникать исключительно из клеток, в которых при действии раствора, зернышки не образуются. Этому предположению противоречит тот факт, что, во-первых, можно было наблюдать начало образования корневых волосков из пустых клеток, и, во-вторых, что очень многие клетки, которые были пусты, повидимому, никогда не образовывали корневых волосков. С другой стороны, подобное представление ни в малейшей степени не проливает света на особенности единичных клеток паренхимы и многих, хотя и не всех, клеток эндодермиса, которые содержат зернистое вещество.

У другого молочайного растения. *Coelebogyne ilicifolia*, погружение корней или тонких корневых срезов на 20 часов в раствор 4 частей углекислого аммония на 1000 частей воды производило своеобразный эффект. А именно, многие отдельные клетки паренхимы и окружающие сосудистый пучок клетки эндодермы приобретали бледно- или темносинюю, а иногда и зеленоватую окраску. Насколько я мог судить, при этом так окрашивались и зернышки внутри клеток и клеточный

сок. Смачивание серным эфиром не оказывало действия на окраску, хотя многочисленные капельки жира в клетках растворялись.

Предыдущие наблюдения над молочайными побудили меня произвести опыты над корнями некоторых других растений, относящихся к различным семействам. Одно время я ошибочно предполагал, что существует известное соотношение между осаждением зернышек в определенных клетках и присутствием млечных трубок, и соответственно этому для наблюдений было отобрано чрезмерно большое число растений с млечным соком. Раствор углекислого аммония не производил никакого заметного действия на корешки немногим больше чем у половины всего числа испытанных растений. Однако у некоторых наблюдался слабый, а у других заметный эффект. Я должен отметить, что в тех случаях, когда внешний вид корешка не обнаруживал действия раствора, срезы производились редко, так что внутренние клетки не исследовались. Никакого заметного эффекта не было обнаружено у следующих растений: *Argemone grandiflora*, *Brassica oleracea*, *Vicia sativa*, *Trifolium repens*, *Vinca rosea*, *Hoya campanulata*, *Stapelia hamata*, *Schubertia graveolens*, *Carica Papaya*, *Opuntia boliviensis*, *Cucurbita ovifera*, у одного из видов Begonia, *Beta vulgaris*, *Taxus baccata*, *Cycas pectinata*, *Phalaris canariensis*, у обыкновенной пастбищной травы, у Lemna и у двух видов Allium. Быть может, заслуживает упоминания, что корешки, но не гипокотили, проростков *Beta vulgaris* полностью умерщвлялись погружением на 20 часов в раствор 4 или даже 2 частей углекислого аммония на 1000 частей воды. Этого не наблюдалось ни у одного из других испытанных нами растений.

У следующих растений раствор производил некоторое слабое действие. Корешки одного папоротника, *Nephrodium molle*, были погружены на 20 часов в раствор 4 на 1000. Это вызвало образование бурого зернистого вещества в клетках возле корневых кончиков. В расположенных под ними паренхимных клетках были видны в большей или меньшей степени слившиеся шарики. Это наблюдалось и у одного не имевшего названия оранжерейного вида папоротника. И в этом случае почти отделившиеся клетки корневого чехлика содержали бурые зернышки. У корешков одного вида Ranunculus (*R. acris*?), обработанных таким же образом, можно было видеть вблизи их кончиков бурое зернистое вещество. При такой же обработке кончики корешков *Dipsacus sylvestris* почти почернели. В расположенных выше участках корня, то здесь, то там, единичные паренхимные клетки были окрашены в бледно-синий цвет. Это имело место в одном случае, когда наблюдения над корешком производились через 35 минут после смачивания раствором. Несколько корней *Apium graveolens* были помещены на 20 и 24 часа в растворы 4 и 7 на 1000. При этом в ряде случаев в некоторых из наружных клеток осаждались буроватые зернышки, в большей или меньшей степени соединенные в группы, а немногие из более глубоко лежащих клеток паренхимы окрашивались в синий цвет. Кончики корней *Pastinaca sativa* в таких же условиях сделались темнокоричневыми. Однако это обусловливалось образованием оранжево-бурых сгустков вещества вблизи сосудистого пучка. В более высоко расположенных участках корня во внешних клетках не было никаких зернышек. Кончики корней *Lamium purpureum*, после погружения на 18 часов в раствор 4 на 1000, сделались коричневыми, и клетки их содержали бесчисленные бледно окрашенные прозрачные шарики. Более старые корни *Leontodon Taraxacum* и одного вида Sonchus под влиянием такого же раство-

ра сделались на кончиках коричневыми. У *Lactuca sativa* кончики сделались непрозрачными. Однако зернистое вещество откладывалось в небольших количествах, за исключением кончика одного довольно толстого главного корня, в котором короткие продольные ряды клеток, содержащих темнобурое зернистое вещество, чередовались с рядами бесцветных клеток. Почти отделившиеся клетки корневого чехлика точно так же содержали бурые зернышки. В нескольких описываемых ниже случаях раствор оказал значительно более сильно выраженное действие.

Urtica.— Это растение, обыкновенную крапиву, мы рассмотрим прежде других, так как оно стоит в отдаленном родстве с молочайными; правда, корни его обнаруживают не такую сильную реакцию, какая наблюдалась в приводимых ниже случаях. Несколько корней были помещены на 27 часов в раствор углекислого аммония (4 на 1000). У одного из них наружные клетки во многих продольных рядах ясно окрасились в коричневый цвет,однако не содержали видимых зернышек. Эти ряды правильно чередовались с другими, состоящими из бесцветных клеток. На другом участке этого же самого корня все наружные клетки приобрели темнокоричневую окраску и содержали видимые зернышки, которые по большей части были собраны в группы у одного из концов клетки или сливались в некоторых случаях в небольшие коричневые шарики. У второго, довольно толстого корня на одном участке все наружные клетки сделались бурыми, однако немного далее правильно чередовались ряды бурых и бесцветных клеток. У третьего, довольно толстого, и четвертого, тонкого, корней чередование отличалось необыкновенной правильностью. Возле кончика пятого (тонкого) корешка два ряда, имеющих коричневую окраску, во многих местах проходили рядом. Однако при попытке проследить эти и другие отдельные ряды вверх по корню оказывалось, что они становятся бесцветными, а затем снова приобретают свой прежний характер. При всех попытках проследить корневые волоски вниз до их основания было видно, что они отходят от бесцветных клеток. Ни зернышек, ни бурой жидкости не наблюдалось ни в паренхимных клетках, ни в клетках, окружающих сосудистый пучок.

Некоторые корни, находившиеся несколько дней в воде, обнаруживали после этого очень слабо окрашенные продольные бурые полосы. В одной клетке можно было наблюдать зернышки. Таким образом, и простая вода оказывает некоторое действие. Эти же самые корни были затем помещены на 24 часа в раствор 7 на 1000, и после этого продольные ряды коричневых клеток сильно потемнели и представляли значительно более резкий контраст с бесцветными клетками. Более того, некоторые коричневые клетки заключали зернышки, которые кое-где были собраны в небольшие темнокоричневые округлые массы.

Drosera, Dionaea и *Drosophyllum.*— Корни растений, относящихся к этим трем близко родственным родам сильно реагируют на действие раствора углекислого аммония. У одного молодого растения Dionaea все наружные клетки корней, после погружения их на 24 часа в раствор 4 на 1000 содержали почти черные или оранжевые, или почти бесцветные шарики и округлые массы просвечивающего вещества, которого не было в свежих корнях. В этом случае, следовательно, в чередующихся рядах наружных клеток не было различий. У кончика одного из этих корней многие отдельные клетки паренхимы, как можно было видеть на поперечных срезах, содержали подобные просвечивающие шарики, однако по большей части оранжевого цвета или бесцветные. Клетки

вокруг сосудистого пучка изобиловали шариками темного цвета и значительно меньших размеров.

Три главных, или стержневых, корня *Drosophyllum lusitanicum* были отрезаны и исследованы перед погружением в раствор, причем никаких аггрегировавших масс в них нельзя было найти. Два из них были оставлены в растворе 4 на 1000 на 22 часа, и после этого их вид чрезвычайно изменился. А именно, во многих рядах, от верхушки до отрезанных окончаний корней, наружные клетки заключали или одну большую, или, чаще, несколько сферических, или овальных, или колонкообразных масс бурого просвечивающего вещества. Колонкообразные массы имели извилистое очертание и, повидимому, возникли вследствие слияния нескольких небольших шариков. Отделившиеся или почти отделившиеся овальные клетки корневого чехлика заключали такие же бурые шарики. Этот факт заслуживает внимания. Два ряда клеток, содержащих только что описанные массы, часто проходят вдоль по корню вверх один возле другого. Иногда же наблюдалось три или четыре таких смежных ряда. Они чередовались с другими, бесцветными, или не содержали никакого твердого вещества, или, реже, несколько крошечных бледных шариков. Эти корни были тщательно исследованы. Оказалось, что все многочисленные корневые волоски отходили от бесцветных рядов клеток, за исключением немногих случаев, в которых клетки с обеих сторон в необычной степени изобиловали аггрегировавшими массами. Здесь корневые волоски отходили от клеток, заключающих очень немного крошечных шариков.

На продольных срезах упомянутых выше корней в паренхимных клетках на различном расстоянии от поверхности были видны шарики, но многие из них отличались малой величиной и бледной окраской. Не наблюдалось заметного увеличения количества аггрегировавшего вещества в клетках, тесно окружающих сосудистый пучок, что так часто имело место у других растений.

Третий отрезанный корень был помещен под микроскоп и смачивался раствором 7 на 1000. Через 13 минут в большинстве клеток можно было видеть очень мелкие просвечивающие зернышки, а через 35 минут несколько клеток вблизи отрезанного конца содержали средней величины шарики полупрозрачного вещества. Однако я предполагаю, что раствор был слишком крепким, ибо приблизительно через 45 минут зернышки исчезли, за исключением клеток возле кончика. В выше расположенных участках корня полос больше не было видно. Тем не менее, в клетках вблизи отрезанного конца хорошо сохранились большие сферические, овальные и неправильной формы массы, наблюдения над которыми производились в течение ближайших $2^1/_4$ часов. В течение этого времени они медленно изменяли свою форму; однако позже изменений не было отмечено, хотя наблюдения продолжались почти 24 часа. Например, два шарика в одной клетке слились и образовали овальную массу. Два других шарика сблизились и образовали гиреобразное тело, превратившееся под конец в шарик. И наконец, неправильной формы масса сначала сделалась овальной, затем соединилась с другой овальной массой, и обе вместе приняли сферическую форму.

Saxifraga umbrosa. — Это растение было подвергнуто беглому наблюдению в виду его родственной близости к семейству *Droseraceae*. Многие наружные клетки корней после погружения на 19 часов в раствор 4 на 1000 оказались наполненными бурым зернистым веществом. В одном продольном ряду оказались наполненными этим веще-

ством только две или три клетки. Но иногда четыре или пять таких коротких рядов составляли одну группу. Последние чередовались с рядами бесцветных клеток.

Sarracenia purpurea.— Два корешка были помещены в воду на 24 часа; однако в них не оказалось ни зернышек, ни аггрегировавших масс. После этого они были смочены раствором 7 на 1000, и через 20 минут можно было ясно видеть вблизи их кончиков бледнокоричневые аггрегировавшие массы. Два других, почти бесцветных корешка были помещены в тот же раствор на 1 час 10 минут, и на этот раз все наружные клетки содержали бурое зернистое вещество, которое, однако, в одних клетках было значительно темнее, чем в других. Некоторые клетки содержали, кроме зернышек, овальные и иногда сферические массы прозрачного, почти бесцветного вещества, которые, повидимому, не меняли своей формы. Клетки вокруг центрального сосудистого пучка заключали массы такой же формы, но желтовато-бурого цвета. Эти корни и другие были помещены на 24 часа в раствор 7 на 1000, и их кончики после этого почернели. Некоторые наружные клетки, особенно клетки более толстых корней оказались наполненными не коричневыми, а оранжевыми зернышками. В то же время другие клетки содержали овальные, сферические или неправильной формы массы оранжевого цвета, вместо почти бесцветного или бледно-коричневого полупрозрачного вещества. Некоторые из этих масс состояли из скопления мелких, частично слившихся шариков различных оттенков оранжевого цвета. На поперечных разрезах можно было видеть, что два наружные слоя клеток и клетки, окружающие сосудистый пучок, содержали описанные выше массы, между тем как расположенные ближе к центру паренхимные клетки изобиловали зернами крахмала. Раствор 4 частей углекислого аммония на 1000 частей воды оказывал такое же действие.

Корневые волоски, после погружения в раствор, были прозрачны менее обыкновенного вследствие того, что они содержали очень тонкое зернистое вещество, а их съежившийся протоплазматический мешочек имел желтоватый цвет. Сами корни также обычно были непрозрачны. Вследствие этого проследить корневые волоски вниз до оснований было нелегко. Они были распределены очень неравномерно: на побуревших частях корней они совершенно отсутствовали, но в то же время наблюдались на частях, которые имели бледную окраску. Несмотря на этот последний факт, очень сомнительно, сохраняет ли здесь силу правило, по которому корневые волоски возникают почти исключительно из клеток, лишенных твердого вещества.

Pelargonium zonale.— При исследовании свежего корня было установлено, что клетки не содержали зернышек. Затем он был смочен раствором 7 на 1 000, и приблизительно через 15 минут можно было ясно видеть зернышки в чередующихся рядах внешних клеток. Два других корешка, находившиеся в воде 48 часов, не обнаружили никакой реакции. Затем они были смочены тем же раствором и через 24 часа вновь исследованы. На этот раз наружные клетки в рядах, а также клетки, окружающие сосудистый пучок, изобиловали зернистым веществом. Другие корни были помещены на 48 часов в раствор 4 на 1000, и клетки возле их кончиков оказались так набиты темнобурым зернистым веществом, что почернели. В выше расположенных участках корней зернышки были бледнокоричневые, просвечивающие, неправильно округленные и часто более или менее слившиеся. В некоторых

темно окрашенных корешках клетки заключали вместо зернышек несколько небольших шариков темнобурого вещества. Обычно клетки, содержавшие зернышки, составляли отдельные продольные ряды, чередовавшиеся с рядами бесцветных клеток. Но иногда несколько смежных рядов заключали зернышки. Так, в одном месте за двумя смежными рядами клеток с зернышками следовал один пустой ряд, а за ним — два чередования рядов с зернышками и пустых. Затем шли два смежных ряда с зернышками, один пустой ряд и три смежных ряда с зернышками. В другом месте за одним пустым рядом следовали пять смежных рядов с зернышками; за ними пустой ряд; за ним — три смежных ряда с зернышками и за ними — пустой ряд.

После того, как многие случайные наблюдения дали основание полагать, что все корневые волоски, повидимому, отходят от клеток, лишенных зернышек, было установлено, что это имело место у 50 волосков, которые были прослежены вниз до их оснований. Кроме одного проблематического исключения, не было найдено ни одного волоска, который отходил бы от клетки, содержащей зернышки. В этом одном исключительном случае казалось, что волосок отходил от поперечной стенки, разделявшей две клетки. Однако при хорошем освещении и при сильном увеличении эта стенка оказалась, повидимому, состоящей из двух стенок, разделенных чрезвычайно узким светлым пространством, как будто в этом месте клетка не достигла полного развития.

Раствор вызывал также осаждение зернышек в удлиненных клетках, окружающих сосудистый пучок, и в некоторых трубках и каналах внутри пучка. Раствор, повидимому, не действует на убитые клетки. Концы одного корня были разорваны таким образом, что сосудистый пучок совершенно обнажился. Затем корень был помещен на 24 часа в крепкий раствор 7 на 1000, но в обнаженных клетках вокруг сосудистого пучка осаждения зернышек не наблюдалось. Однако при разрыве свежих частей тех же корней эти клетки оказались наполненными зернышками.

При вымачивании в спирту в течение 24 часов зернышки не растворялись. Однако они растворялись в холодном растворе едкого калия. Правда, растворение шло очень медленно, ибо, хотя в двух случаях зернышки полностью или почти полностью исчезли через 20 часов, все же у более толстых корней после погружения их в раствор на этот промежуток времени они не растворились, а лишь побурели. Однако, в конце концов, после дополнительного вымачивания в течение 18 часов в свежем растворе едкого калия они исчезли. В клетках вокруг сосудистого пучка, в которых зернышки растворились под влиянием щелочи, оставалось вещество, напоминавшее по внешнему виду капельки жира.

Наконец, к $1/2$ унции дистиллированной воды было прибавлено две капли 1%-го раствора осмиевой кислоты, и несколько корней были помещены в эту жидкость на 20 часов. Действие раствора проявилось на них в очень различной степени. Одни лишь слегка изменили окраску, и у них только единичные наружные клетки кое-где содержали или черноватые зернышки или небольшие черные шарики. Другие корни сильно почернели, и у них продольные ряды темнокоричневых или почерневших клеток ясно чередовались с бесцветными рядами. Клетки вокруг сосудистого пучка и многие клетки паренхимы также содержали черноватые зернышки. Поэтому, вероятно, что углекислый аммоний точно так же действует на некоторые паренхимные клетки, но если

это так, то этот факт остался незамеченным мною или случайно не упомянут в моих заметках.

Oxalis Acetosella. — Сначала корни были исследованы, а затем помещены в раствор 7 на 1000. Через несколько минут наблюдалась слабая аггрегация. Спустя 30 минут все клетки возле кончиков содержали округлые скопления зернышек. В выше расположенных участках одного из корней единичные клетки или от двух до пяти клеток в ряду оказались наполненными крошечными прозрачными шариками. В некоторых местах последние слились и образовали шарики большего размера, имеющие извилистые очертания. Клетки, расположенные под наружным слоем, также содержали чрезвычайно мелкозернистое вещество. В еще более высоких участках того же корня наблюдались значительные пространства, в которых ни одна из клеток не содержала зернышек. Однако еще выше зернышки появлялись снова. Корневые волоски были многочисленны, но не было найдено ни одного, который отходил бы от клетки, содержащей зернышки.

Корни *Oxalis sepium, corniculata* и одного оранжерейного вида с небольшими желтыми цветами были погружены в раствор 7 на 1000, и зернистое вещество выпало в слое клеток, расположенном под наружным слоем. У *O. sepium* это произошло через 20 минут. У *O. corniculata* клетки с зернышками оказались изолированными, т. е. не образовывали рядов. Зернышки же были или коричневого или синевато-зеленого цвета. У *Oxalis* (*Biophytum*) *sensitiva* наружные клетки корней после погружения на 44 часа в тот же крепкий раствор обнаружили незначительную реакцию. Однако некоторые более глубоко лежащие паренхимные клетки содержали темнокоричневые просвечивающие шарики, а удлиненные клетки вокруг сосудистого пучка были почти наполнены зернистым веществом.

Fragaria (садовая разновидность обыкновенной земляники). — При исследовании (12 дек.) нескольких белых, почти прозрачных корней одного побега оказалось, что клетки не содержали никакого твердого вещества, за исключением крахмальных зерен. Затем они были смочены раствором 7 на 1000, и через 10—15 минут в значительной степени утратили прозрачность, особенно у своих кончиков. После оставления их еще на короткое время в растворе были сделаны продольные срезы. Клетки наружного слоя не содержали никакого твердого вещества, однако стенки их побурели. Во многих паренхимных клетках на различной глубине от поверхности было много бурого мелкозернистого вещества. Эти клетки составляли прерывающиеся продольные ряды, которые в этой же зоне чередовались с рядами пустых бесцветных клеток. Почти все клетки эндодермы также содержали зернышки. В паренхиме клетки, заключавшие много зернистого вещества, не содержали крахмальных зерен. В то же время клетки, изобиловавшие крахмальными зернами, содержали лишь немного зернышек или не содержали их вовсе. Это было видно лучше всего после обработки срезов раствором иода. Они представляли тогда весьма замечательный вид, если принять во внимание, насколько однородными они были перед употреблением аммония и иода: тонкое зернистое вещество становилось еще более бурым, а крахмальные зерна приобретали красивую синюю окраску. Эти корни были помещены на неделю в разбавленный спирт, и при этом зернышки не растворились.

На этих корнях нельзя было обнаружить ни одного корневого волоска. Поэтому 12 декабря был выкопан и посажен в горшок укоре-

нившийся столон. Затем он был подвергнут ускоренной выгонке в теплице, а после этого выдерживался в условиях большой сухости. При осмотре 3 января оказалось, что корни были покрыты многочисленными волосками. Затем они были помещены на 23 часа в раствор 7 на 1000. Срезы более толстых корней представляли в точности такой же вид, как было описано выше. Наружные клетки, от которых отходили корневые волоски, были лишены зернышек. Более тонкие корни несколько отличались по виду, ибо паренхимные клетки не содержали вовсе мелких зернышек, а вместо них небольшие сферической, овальной или неправильной формы массы или нити бурого просвечивающего вещества, напоминавшего весьма вязкую жидкость. В этих клетках находились также другие, еще более мелкие бесцветные шарики. Однако клетки возле кончика корня были наполнены коричневым зернистым веществом.

Solanum (*capsicastrum*? *var. Empress*).— После погружения на 20.5 часов в раствор 4 на 1000 корни были расщеплены в продольном направлении и исследованы, но без особой тщательности. Наружные клетки не обнаруживали действия раствора, однако некоторые паренхимные клетки, расположенные непосредственно под наружными, содержали мелкие аггрегировавшие массы бурых, непрозрачных или иногда стекловидных зернышек. Кроме того, многие, однако далеко не все, удлиненные клетки вокруг сосудистого пучка содержали темнокоричневое мелкозернистое вещество. Три корня, оставленные на тот же промежуток времени, а именно на 20,5 часов, в воде, были исследованы подобным же образом, но в их клетках не было обнаружено ни одного из упомянутых выше образований.

Primula acaulis.— Несколько корней были помещены (22 дек.) на 18 часов в раствор 4 на 1000, и все они обнаружили сильное действие раствора, за исключением нескольких самых тонких корешков. Многие наружные клетки содержали зернышки внутри съежившегося протоплазматического мешочка, сократившегося в один, два или даже три овальных или сферических пузырька, лежащих внутри одной и той же клетки. Ряды клеток, содержащих зернышки, обнаруживали некоторую тенденцию к чередованию с рядами пустых клеток. Под влиянием иода зернышки становились оранжево-бурыми. Бесчисленные корневые волоски все отходили от пустых клеток. Я наблюдал всего два частичных исключения, в которых наружные стенки клеток, содержащих зернышки, образовывали короткие сосочки, как и в ранее описанном случае с Phyllanthus, причем эти сосочки напоминали возникающие корневые волоски. Внутри одного из этих сосочков можно было видеть зернышки, окруженные съежившимся мешочком. В паренхиме наблюдались единичные клетки, содержащие мелкие стекловидные шарики, бесцветные или же бледно- или темносиние, или же иногда зеленоватые или желтоватые. Многие эндодермальные клетки также содержали более или менее слившиеся стекловидные шарики. Последние, однако, были бесцветны и бо̀льших размеров, чем шарики в паренхиме. Они так сильно напоминали крахмальные зерна, что были обработаны иодом, однако в синий цвет не окрасились. Корни, находившиеся в течение 48 часов в воде, не обнаруживали ни окрашенных, ни бесцветных шариков. Шарики, однако, появились, когда корни позже были погружены на 24 часа в раствор аммония.

Хотя в только что описанном случае зернышки несомненно осаждались в наружных клетках, все же у четырех других корней, после

погружения их в раствор на 24 часа, нельзя было наблюдать зернышек ни в одной из наружных клеток. Правда, некоторые из паренхимных клеток имели нежную синюю окраску и содержали много шариков или зернышек, но не заключали крахмальных зерен, в то время как другие содержали крахмальные зерна, а также небольшое число шариков.

Cyclamen persicum. — Срезы, сделанные из корней этого растения, погруженных в раствор углекислого аммония, в значительной мере отличались от срезов свежих корней. Все клетки последних выглядели пустыми, за исключением клеток эндодермы, которые иногда заключали немного очень мелких бледно окрашенных зернышек, не похожих на зернышки в тех же клетках после вымачивания их в растворе. Толстые и тонкие корни были помещены на 22 часа в раствор 7 на 1000, и клетки наружного слоя в одних местах на значительном протяжении оказались наполненными зелеными зернышками, между тем как в других местах они были пусты. Клетки, содержавшие зерна, и пустые не составляли правильных чередующихся рядов, что так часто наблюдается у многих других растений. Все же, как мы сейчас увидим, иногда чередование в известной мере имеет место. Наружные клетки с зелеными зернышками в некоторых случаях были так многочисленны, что корни, имевшие перед погружением в раствор бледнокоричневую окраску, позже становились явственно зелеными. Зеленые зернышки иногда собирались вместе, образуя сферические, овальные или удлиненные массы с извилистыми очертаниями. Некоторые из них показаны внутри корневых волосков на рис. 2. Многие паренхимные клетки, расположенные изолированно или по две-три в одном ряду (как показано на рис. 1), содержат такие же зеленые или иногда буроватые зернышки. Почти все узкие удлиненные клетки эндодермы (*в*, рис. 1) также содержат эти зернышки, причем только кое-где наблюдаются пустые клетки. Хотя оба рода клеток часто имеют вид битком набитых зернышками, все же последние в действительности образуют только слой, прилегающий к внутренней стороне протоплазменного мешочка, в чем можно убедиться, перерезав клетки поперек. У некоторых толстых мясистых корней после погружения их в раствор на 42 часа (толстые корни для достижения полного эффекта требуют длительного пребывания в растворе) зеленые зернышки в паренхимных клетках совершенно слились, образовав при этом значительной величины шарики просвечивающего зеленого вещества.

При действии серного эфира шарики не растворяются и не меняют своего цвета. Уксусная кислота мгновенно изменяет зеленую окраску в бледнооранжевую. В спирту зернышки не растворяются. Их осаждение углекислым аммонием, повидимому, связано с жизнью клетки. В самом деле, несколько поперечных срезов при исследовании оказались бесцветными и лишенными зернышек. Затем они были помещены в раствор 7 на 1 000 и через 22 часа вновь исследованы. При этом очень немногие клетки на двух из пяти срезов обнаружили в той или иной степени следы окраски, которая довольно странным образом, оказалась синей вместо зеленой. Эти немногие окрашенные клетки находились исключительно в наиболее толстых частях срезов, где центральные клетки имели, очевидно, наиболее шансов остаться в течение некоторого времени живыми. В этих окрашенных клетках можно было различить небольшое количество очень мелкого зернистого вещества.

У большинства корней корневые волоски были чрезвычайно многочисленны и обыкновенно отходили от клеток, лишенных зернышек. Все же во многих местах целые группы клеток, изобилующих зернышками,

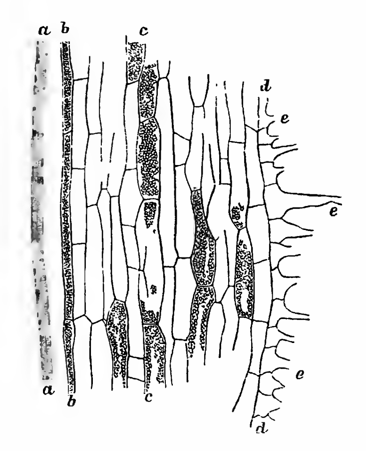


Рис. 1. [*Cyclamen persicum*]

Продольный срез корня *Cyclamen persicum* после погружения в раствор углекислого аммония и осаждения зернышек в некоторых клетках. *a* — часть сосудистого пучка; *b* — эндодермальные клетки; *c* — паренхимные клетки; *d* — наружные клетки корня, несущие корневые волоски (*e*), концы которых отрезаны. Рисунок сделан с помощью камеры, увеличивающей в 260 раз, но здесь он уменьшен до двух третей оригинала.

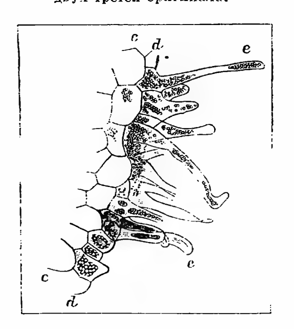


Рис. 2. [*Cyclamen persicum*]

Поперечный срез другой части того же корня, увеличенный, как и на рис. 1. Видны наружные клетки (*d*) вместе с корневыми волосками (*e*), содержащими здесь зернышки.

давали начало хорошо развитым корневым волоскам. Таким образом, правило, имеющее место у многих растений, а именно, что корневые волоски отходят исключительно от бесцветных клеток, не содержащих зернышек, здесь совершенно теряет значение. Как показано на рис. 2, зернышки распространяются из клеток в отходящие от них волоски. Здесь иногда они сливаются, образуя округлые или удлиненные массы прозрачного зеленого вещества. В кончиках некоторых волосков это вещество, повидимому, переходит в буроватую жидкость. Неоднократно наблюдалось, что там, где много волосков один возле другого отходили от клеток, содержащих зеленые зернышки, кончики волосков оказывались склеенными вместе кусочками или массами окрашенного в оранжевый цвет прозрачного вязкого вещества. При благоприятных условиях можно было видеть, что это вещество состоит из очень тонких однородных слоев или из скученных зернышек. Погружение на 2 часа в абсолютный спирт или в серный эфир не производило никакого действия. Под действием серной кислоты более мелкие шарики растворялись или разрушались, между тем как другие делались в высшей степени прозрачными. Образование этого оранжево-окрашенного вещества не зависит от предыдущего действия аммония. Сходное вещество я наблюдал также на корешках многих других растений. Вероятно, оно образовывалось вследствие размягчения или разжижения наружной поверхности стенок волосков и последующего отвердевания возникшего таким образом вещества.* Тем не менее, некоторые наблюдения навели меня на мысль, что

* См. некоторые замечания об этом разжижении наружной поверхности корневых волосков, сделанные моим сыном Френсисом и мною в книге. Способность к движению у растений», 1880, стр. 69 [наст. изд., том VIII, стр. 204]

буроватая жидкость, которая была видна в кончиках волосков, заключающих зеленые зернышки, быть может, способна просачиваться сквозь стенки, превращаясь в конце концов в кусочки оранжевого вещества.

Были испытаны также некоторые другие растворы. Корни помещались на промежутки времени от 20 до 43 часов в раствор 7 частей чистого углекислого натрия на 1000 частей воды. При этом в наружных клетках ни разу не осаждались зернышки. Однако некоторые из этих клеток, расположенных продольными рядами, побурели. Они чередовались с рядами бесцветных клеток. В одном случае некоторые из этих клеток заключали овальные или сферические массы вязкой на вид жидкости бурого цвета. Отдельные клетки в паренхиме также побурели. Другие были испещрены точками, подобно гравюре меццо-тинто, с едва различимыми зернышками, которые, однако, в других клетках были ясно видны. И наконец, немногие из этих клеток заключали сферические или овальные массы такого же характера, как и только что упомянутые в наружных клетках. Большинство или все клетки эндодермы либо содержали однородную бурую жидкость, либо же, благодаря заключающимся в них необычайно мелким зернышкам, напоминали гравюру меццо-тинто. Ни разу ни одна из клеток не была окрашена в зеленый цвет.

Несколько корней были помещены на различные промежутки времени, от 20 до 44 часов, в раствор углекислого калия (7 на 1000) и реагировали приблизительно так же, как и корни, находившиеся в растворе натрия. Правда, в наружных клетках оказалось осажденным большее количество зернышек, причем последние чаще были собраны вместе, образуя прозрачные шарики оранжевого цвета. Клетки, содержащие зернышки или шарики, имели бурую окраску и были размещены продольными рядами, которые чередовались с рядами бесцветных клеток. В клетках паренхимы находилось меньше зернышек, чем в корнях, подвергавшихся действию раствора соды, и ни одного зернышка не было в клетках эндодермы, даже в корнях, погруженных в раствор на 44 часа. Раствор фосфорнокислого аммония (4 на 1000) не оказал никакого действия на корни, которые были погружены в него на 43 часа.

Заключительные замечания.— Наиболее замечательным выводом, вытекающим из предыдущих наблюдений, является то, что у корней различных растений клетки, совершенно одинаковые по внешнему виду и гомологичные по своей природе, все же сильно отличаются друг от друга содержимым, что обнаруживается при действии на них определенных растворов. Так, например, в наружном слое клеток один, два или более смежных рядов часто реагируют на действие раствора, а эти ряды чередуются с другими, не обнаруживающими никакой реакции. Поэтому такие корни становятся продольно полосатыми. Единичные клетки паренхимы или иногда две или три клетки в одном ее ряду обнаруживают такую же реакцию. То же самое относится и к клеткам эндодермы, хотя редко бывает, чтобы реагировали все они. Различия во внешнем виде срезов корней до и после погружения их в соответствующий раствор, иногда бывают чрезвычайно велики. Из всех испытанных растворов быстрее всех, почти мгновенно, действует раствор углекислого аммония. Во всех случаях действие распространяется вверх по корню от клетки к клетке с замечательной быстротой. У *Euphorbia Peplus* оказывал действие, хотя и не очень быстрое, раствор 1 части углекислого аммония на 10000 частей воды.

Когда действие раствора очень слабо, жидкое содержимое клеток

только становится бледнокоричневым. Тем не менее, судя по градациям, которые можно наблюдать, коричневая окраска, вероятно, обусловливается присутствием невидимых благодаря своим ничтожным размерам зернышек. Более обычным является осаждение ясно различимых зернышек, которые у *Cyclamen persicum* прилегали к внутренней поверхности протоплазменного мешочка. Вероятно, то же самое имеет место и у других растений. От зернышек наблюдается переход к более или менее слившимся шарикам, а затем к сферическим, или овальным, или причудливым по своей форме массам прозрачного вещества. У семи из исследованных родов они имели бледно- или темносинюю или зеленую окраску, но обыкновенно они бывают буроватыми. Спирт, серный эфир, раствор иода и уксусная кислота не оказывают действия на зернышки или шарики, если не считать изменений в окраске. Однако они медленно растворяются в едком калии. В предыдущей работе было показано, что в листьях некоторых растений углекислый аммоний вызывает сначала осаждение в клеточном соке зернышек, которые соединяются вместе [аггрегируют], а затем это вещество выделяется из протоплазменного мешочка, который также подвергается аггрегации. Нечто подобное происходит, повидимому, и в корнях, если судить по различию в окраске аггрегировавших масс, иногда наблюдавшемуся внутри одной и той же клетки, и в особенности если иметь в виду описанные выше явления в клетках корней Sarracenia и Pelargonium.

Кроме раствора углекислого аммония, сходный, хотя и не вполне тождественный, эффект вызывают и другие растворы. Фосфорнокислый аммоний действовал на корни *Euphorbia Peplus* медленнее, чем углекислый, и вовсе не действовал на корни Cyclamen. На это растение и на Euphorbia оказывал действие углекислый натрий, однако в меньшей степени, чем углекислый аммоний. В одном опыте углекислый калий оказывал действие на наружные клетки, но почти не действовал на клетки паренхимы и эндодермы. Чрезвычайно слабый раствор осмиевой кислоты оказался в высшей степени активным, и осажденные им зернышки были почерневшими. Эта кислота ядовита. Не следует, однако, предполагать, что только смерть клетки вызывает осаждение. Это далеко не так. Судя по результатам некоторых опытов, на убитые клетки не действует даже углекислый аммоний, являющийся наиболее активным из всех известных агентов.

Я не имею достаточных данных, чтобы судить, насколько обычным является описанное выше действие углекислого аммония на корни. Опытам были подвергнуты корни 49 родов, многие из которых относятся к далеко отстоящим друг от друга семействам. Корни 15 родов обнаруживали ясное действие, корни 11 — слабое, что составляет вместе 26 родов, между тем как корни остальных 26 родов не обнаруживали никакой реакции, по крайней мере—в сколько-нибудь заметной степени. Следует, однако, отметить, что срезы со всех этих корней не делались, так что клетки паренхимы и эндодермы не были исследованы. Поэтому можно предполагать, что если бы были испытаны различные другие реагенты, и если бы срезы были сделаны со всех корней, то некоторый эффект можно было бы наблюдать в бо̀льшем относительном числе случаев, чем это было в действительности. В другом месте я показал, что у значительного числа растений, содержимое железистых волосков, эпидермальных и других клеток листьев подвергается аггрегации при действии углекислого аммония. Корни тех же самых растений могут особенно легко обнаружить подобную реакцию под влиянием этого

раствора. Мы видим, что из 15 родов, у которых корни ясно реагировали на действие раствора, семь подходят под обе указанные рубрики.

Естественно возникает вопрос, какое значение может иметь осаждение вещества в определенных клетках под действием раствора углекислого аммония и некоторых других соединений и отсутствие такого осаждения в других клетках, гомологичных первым по своей природе. Тот факт, что зернышки и сферические массы образуются внутри рыхлых отделяющихся клеток корневого чехлика, как это наблюдалось в нескольких случаях и особенно ясно у Drosophyllum, повидимому, указывает, что такое вещество перестает быть полезным для растения и приобретает характер экскреторного выделения. Отсюда не следует, конечно, что все аггрегировавшее вещество внутри корневых клеток имеет такой характер, но бо́льшая часть его может быть такова. Мы знаем, что в нитях Spirogyra не только зернышки, отложившиеся из клеточного сока, соединяются в шарики, но и спиральные лентовидные хлоропласты также сокращаются, образуя шаровидные или овальные массы. Предположение, что зернышки состоят из экскретов, до известной степени подтверждается тем, что в корнях живых растений *Euphorbia Peplus* они, по моим наблюдениям, не растворялись. В этом отношении зернышки в корнях заметным образом отличаются от аггрегировавшего вещества в листьях Drosera и родственных ей форм. Возле кончика корня осаждается большее количество зернистого вещества, чем в других местах. Этого и можно было ожидать, ибо там, где рост вместе с сопутствующими химическими изменениями происходит наиболее быстро, должно накопляться наибольшее количество экскреторных веществ. Следует также отметить, что между содержанием этих зернышек и зерен крахмала в одних и тех же клетках существует известный антагонизм. С другой стороны, необходимо допустить, что, насколько известно, в настоящее время в растительном царстве нет таких экскреторных выделений, которые оставались бы растворенными в клеточном соке или осаждались бы только под влиянием определенных реагентов, как в описанных здесь случаях.

Согласно изложенному здесь взгляду, многочисленные ряды наружных клеток, некоторые паренхимные клетки и многие или большинство клеток эндодермы служат вместилищем бесполезных веществ. Правда, на первый взгляд покажется в высшей степени невероятным, чтобы такое множество клеток могло служить для этой цели. Однако это возражение не является особенно веским, ибо в некоторых случаях можно наблюдать поразительное число клеток, которые не содержат хлорофилловых зерен, как окружающие их клетки, а наполнены кристаллическими массами углекислой извести и других, никогда не растворяющихся щелочно-земельных солей. Точно так же многие отдельные клетки или ряды клеток содержат выделения в виде камедей, смол, масел и других веществ, которые, как полагают, «не принимают дальнейшего участия в изменениях, связанных с питанием или ростом».* Таким образом, мы видим, что ставшее бесполезным или выделенное вещество обыкновенно скопляется в отдельных клетках, и, таким образом, изложенный здесь взгляд дает нам ключ к пониманию того,

* Sachs, «Text-Book of Botany» (англ. перев.), 1875, p. 113. Также De Bary «Vergleichende Anatomie», S. 142—143. Когда ароматические масла или другие вещества, едкие на вкус или ядовитые, откладываются в клетках и, следовательно, не принимают больше участия в активной жизни растения, то есть основания полагать, что они отнюдь не становятся совершенно бесполезными, а служат косвенным образом защитой против насекомых и других врагов.

почему выпавшие в осадок зернышки и сферические массы находятся в отдельных клетках или в рядах клеток, но не встречаются в других клетках, гомологичных первым по своей природе; как недавно указывалось, это обстоятельство вначале удивляло меня особенно сильно.

В корнях растений клетки эндодермы обычно отделяют паренхиму от сосудистого пучка. Об их значении или функциях известно очень мало. Поэтому, каждая подробность заслуживает внимания. Они напоминают наружные клетки в том отношении, что их стенки частично состоят из пробкового или кутинизированного вещества; * и мы видели здесь, что они напоминают наружные клетки также в том отношении, что служат вместилищами для выпадающего в осадок зернистого вещества, которое, в согласии с нашим взглядом, должно выделяться из внутренних паренхимных клеток или из сосудистого пучка.

Тот факт, что зернышки осаждаются в наружных клетках, расположенных в один, два или более смежных продольных ряда, чередующихся с рядами, лишенными зернышек, тем более замечателен, что возле кончика корня все наружные клетки обычно набиты зернистым веществом. Поэтому можно думать, что из рядов, не содержащих зернистого вещества после действия на них углекислого аммония, в смежные ряды должно проникать какое-то вещество. Ставшее бесполезным вещество не выходит из корня через наружные оболочки клеток, вероятно, вследствие толщины и кутикулярного характера этих оболочек.

Пфеффер утверждает, что у *Marchantia polymorpha* корневые волоски на выводковых почках и, повидимому, на слоевище развиваются из поверхностных клеток, которые до начала роста волосков не содержат ни крахмальных, ни хлорофилловых зерен. Между тем, эти зерна вместе с веществом неизвестной природы находятся в соседних поверхностных клетках. Приблизительно такое же явление он наблюдал в корнях Hydrocharis. ** Никто, повидимому, даже не подозревал, что далеко не каждая наружная клетка может дать начало корневым волоскам. Здесь, однако, было показано, что у многих растений, за исключением одного только цикламена, корневые волоски возникают исключительно из клеток, в которых не осаждалось зернистое вещество при действии определенных растворов. Это соотношение между присутствием волосков и содержимым клеток не может быть объяснено тем, что вещество, которое должно было выпасть в осадок под влиянием соответствующего раствора, было израсходовано при образовании волосков. Такое представление совершенно неприменимо к случаям, описанным Пфеффером. Должны ли мы допустить, что клетки, наполненные использованным веществом, становятся не способными всасывать и проводить воду с необходимыми солями и поэтому не развивают корневых волосков? Или отсутствие волосков у клеток, содержащих выпадающее в осадок вещество, обусловлено просто преимуществом, вытекающим из физиологического разделения труда? На этот и многие другие вопросы относительно клеток, в которых после поглощения ими определенных растворов откладываются зернышки или более крупные массы прозрачного вещества, в настоящее время нельзя дать ответа Однако, я надеюсь, что моя статья побудит кого-либо, лучше меня вооруженного химическими и гистологическими знаниями, исследовать все эти вопросы.

* О природе клеток эндодермы см. De Bary. «Vergl. Anat.». 1877, S. 129.
** «Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg», Band I, S. 79.

ПРИМЕЧАНИЯ*

РАЗЛИЧНЫЕ ФОРМЫ ЦВЕТОВ

ПРИМЕЧАНИЯ А. П. ИЛЬИНСКОГО

1. (*Стр.* 38). Изданию 1884 г. Фр. Дарвином предпослано нижеследующее предисловие:

«Текст второго издания оставлен без изменения, и я даю только обзор (отнюдь, не претендующий на полноту) дальнейшего развития этого предмета с 1880 г.

Гетеростильные растения

Ч. Э. Бесси («American Naturalist», июнь 1880 г., стр. 417) произвел тщательные измерения венчика, тычинок и столбика у ряда цветов *Lithospermum longiflorum.* Он показал, что длина венчика и особенно длина столбика очень изменчивы. Этим, как будто, создается видимость диморфизма, но измерения зерен пыльцы показывают, что здесь нет настоящей гетеростилии.

Ч. Б. Кларк («Journ. Linn. Soc.», XVII, стр. 159) сделал любопытное наблюдение, по которому у *Adenosacme longifolia* различие между длинно- и короткостолбчатой формами достигает таких размеров, которые обычно считаются признаком первоклассного систематического значения. В короткостолбчатых цветах тычинки прикреплены к венчику, в длинностолбчатых же они находятся у самого основания венчика и почти совершенно свободны. У этой формы после удаления венчика тычинки остаются торчащими у завязи. Он описывает также две формы *Randia uliginosa*: (1) имеющую крупные сидячие цветы с раздельными рыльцами и дающую крупные плоды; (2) имеющую мелкие цветы на цветоножках с булавовидными рыльцами и дающую более мелкие плоды.

Ч. Б. Кларк («Journ. Linn. Soc.», XVIII, стр. 524) показал, что Macrotomia диморфна подобно Arnebia. М-р Кларк считает, что одним из самых первых хороших описаний гетеростилии является диагноз Фишера и Мейера («Enum. Pl. Schrenk.», стр. 34, издано в 1841 г.), которые отмечают для Macrotomia *specimina longistyla* [экземпляры длинностолбчатые] и *brevistyla* [короткостолбчатые].

Брейтенбах («Botanische Zeitung», 1880, стр. 577) думает, что предки гетеростильных примул были гомостильны. Он основывает свой взгляд на изучении большого количества экземпляров *P. elatior* Jacq.. и на некоторых фактах, связанных с онтогенезом цветов. Этот взгляд встретил враждебную критику со стороны В. Беренса («Botanisches Centralblatt», 1880, стр. 1082) и Германа Мюллера («Bot. Zeitung», 1880, стр. 733).

А. Эрнст (Каракас) («Nature», XXI, 1880, стр. 217) доказал путем измерения и опытов, что *Melochia parviflora* гетеростильна (диморфна).

По Дж. Тодду («American Naturalist», XV, 1881, стр 997), у черной горчицы (*Brassica nigra*) имеются две формы цветов, различающиеся длиной столбика; тычинки приблизительно одинаковой длины у обеих форм.

Трелиз («American Naturalist», XVI, 1882, стр. 13) описывает две формы *Oxalis violacea*, которые являются длинно- и короткостолбчатой формами триморфного вида. Среднестолбчатых цветов не удалось найти, и Трелиз склонен считать вид диморфным.

* Таблицу переводов английских мер в метрические см. том I, стр. 568

И. Урбан («Sitz. Bot. Verein, Prov. Brandenburg», XXIV, 1882) утверждает, что сем. Turneraceae содержит большой процент диморфных растений. Его монографию этого семейства я знаю только по реферату в «Botan. Centralblatt», стр. 207. Он сделал следующие интересные наблюдения: «В сем. Turneraceae диморфные виды стремятся стать многолетними и имеют крупные цветы, между тем как мономорфные виды имеют более мелкие цветы и являются по преимуществу однолетниками». Он утверждает, что тенденция к диморфизму у мономорфных видов проявляется только в удлинении столбика.

По темам, близким к рассмотренным в главе VII, выполнено значительно больше работ.

Ф. Людвиг («Zeitschrift f. d. gesam. Naturwiss.», 1879, стр. 44) описал три формы *Plantago lanceolata*: (1) гермафродитную с белыми пыльниками; (2) полуженскую с маленькими сморщенными желтыми пыльниками, содержащими небольшое количество пыльцы, многие зерна которой недоразвиты; (3) чисто женскую. Людвиг обращает внимание на тенденцию Plantago, уже описанную Дельпино, к энтомофилии: цветы становятся часто довольно заметными и посещаются насекомыми. Людвиг делает несколько интересных общих выводов относительно гинодиэцичных растений: (1) все они более или менее дихогамны; (2) у протандричных форм женские экземпляры более многочисленны в начале вегетационного периода, у протогиничных форм отношение обратное; (3) недоразвившиеся тычинки часто превращаются в доли околоцветника; (4) он подтверждает общепринятое мнение, что женские цветы меньше гермафродитных. Он обсуждает происхождение двудомности, выдвигая на первый план в цепи причин дихогамию. Сходные взгляды развиты Ч. Дарвином [см. наст. том, стр. 215] в связи с наблюдениями Гильдебранда.

В одной из последующих работ («Botan. Centralblatt», 1880, IV, стр. 829) Людвиг описывает подобную же гинодиэцичность у некоторых Stellaria и Cerastium. И здесь имеются чисто женские, полуженские и гермафродитные растения, причем цветы женской формы мельче, чем у всех других форм. Это распределение полов он называет «гинодиморфизмом», явление, которое, по его словам («Bot. Centralblatt», 1880, стр. 1021), имеет место также у *Arenaria ciliata* и *Alsine verna*.

Ф. Людвиг («Kosmos», 1880—1881, VIII, 357; см. также «Irmischia», 1881, № 1 и «Bot. Centralblatt», XII, стр. 83, и VIII, стр. 87) описал две формы *Erodium cicutarium*. Первая, отличающаяся наличием нектароуказателей, протандрична и приспособлена к опылению насекомыми. Вторая форма слабо протогинична и автогамна. Эта форма не имеет нектароуказателей, и лепестки у нее обычно опадают в день распускания цветов. Она похожа на *E. moschatum*, который гомогамен (или слабо протогиничен). Первая форма более сходна с *E. macrodenum*, который обладает ярко выраженной протандрией и у которого автогамия невозможна.

Герман Мюллер («Nature», XXIII, стр. 337, 1881) показал, что *Syringa persica* гиномоноэцична; большинство цветов в ее соцветии гермафродитные, крупных размеров, меньшинство — мелкие, женские.

Stellaria glauca и *Sherardia arvensis* — гинодиэцичны.

Г. Мюллер написал также важную работу о *Centaurea jacea* («Kosmos», X, и «Nature», XXV), в которой он сообщает об изменении своих взглядов на происхождение гинодиэцичности. Встречаются три различные формы, но на каждом данном растении цветы бывают только одного типа. Существует нормальная гермафродитная форма и две расходящиеся формы, являющиеся по существу мужской и женской, отличающиеся от гермафродитной наличием крупных бесполых краевых цветов; из этих двух форм мужские цветы более крупные. Женские цветы имеют сморщенные пыльники, лишенные пыльцы; мужские цветы имеют нераскрывающиеся и вследствие этого недеятельные рыльца. Существование многочисленных переходных форм делает этот пример особенно поучительным, и изучение этих переходных форм привело Мюллера к отказу от его теории гинодиэцичных растений. Мюллер объяснял раньше происхождение гинодиэцичности путем допущения, что цветы более мелкие и потому менее заметные, чем средние по величине, реже посещаются насекомыми, и вследствие этого их пыльца бесполезна. У Centaurea начальные стадии редукции пыльников обнаружены в цветочных корзинках, которые *не* менее заметны, чем средние. Мюллер поэтому отказался от своей прежней теории и согласился с точкой зрения моего

отца. (Небольшая работа Г. Мюллера о гинодиэцичности в роде Dianthus появилась в «Nature», 1881, XXIV.)

Потонье («Sitzb. d. Ges. Naturforsch. Freunde zu Berlin», 1880, стр. 85; реферирована в «Bot. Zeitung», 1880, стр. 749) считает, что у гиподиэцичной *Salvia pratensis* существование женской формы обеспечивает опыление пыльцой растения другого типа. Но Г. Мюллер («Bot. Zeitung», 1880, стр. 749) показал, что и у гермафродитных растений пчелы обычно посещают сначала нижние, временно женские цветы, а затем переходят на верхние мужские цветы, и что это обеспечивает перекрестное опыление между различными растениями.

Сольмс-Лаубах («Abhand. K. Gesell. Wiss. Göttingen», XXVIII, и «Kosmos», 1881) дал в своем ценном труде о капрификации [приеме, обеспечивающем опыление винной ягоды] изложение вопроса о соотношении полов у культурной фиги и у винной ягоды.

Гетерантия

Существование различных типов пыльников в гомостильных цветах представляет интерес, так как оно близко к гетеростилии.

Ф. Людвиг («Bot. Centralblatt», 1880, стр. 246 и 1210) дает описание гетерантии у *Plantago major*, у которого существуют две формы, одна с коричневыми, другая с желтыми пыльниками; растения последнего типа встречаются значительно реже, чем форма с коричневыми пыльниками. В другом сообщении в том же журнале (1880, стр. 861) он описал гетерантию у *Poterium sanguisorba* и у ряда злаков, например, у Lolium, Dactylis, Festuca, Aira.

Ф. Мюллер («Nature», XXIV, 1881, стр. 307) сделал любопытное наблюдение, что у вида из сем. Melastomaceae *Heeria, sp.* имеется два набора пыльников: (1) желтые, служащие добычей пчел, и (2) красные, расположенные таким образом, что они служат для перекрестного опыления.

Г. Мюллер («Nature», 1882, стр. 30) показал, что у *Tinnantia undata* (Commelynaceae), так же как и у Heeria, существует два набора пыльников: один набор привлекает собирающих пыльцу насекомых, другой пачкает насекомых пыльцой. Верхние тычинки имеют желтые пучки волосков, которые (как у Tradescantia) служат опорой для посещающих цветы насекомых. Зерна пыльцы верхних тычинок мельче. У *Commelyna coelestis* и *C. communis* существует, в известной мере, такое же устройство.

На одном виде рода Melastoma, имеющем также два набора тычинок, Г. О. Форбс («Nature», 1882, стр. 386) наблюдал пчел, направляющихся прямо к желтым тычинкам, т. е. к тем, которые служат приманкой. Желтые пыльники имеют более мелкую пыльцу, но только у пыльцы из другого типа пыльников наблюдалось развитие [пыльцевых] трубочек на рыльцах.

Дж. Е. Тодд («American Naturalist», XVI, 1882, стр. 281) дает любопытное описание *Solanum rostratum*, у которого пыльца, пригодная для опыления, является продуктом одного единственного длинного изогнутого пыльника; четыре других пыльника малы и служат для снабжения пыльцой пчел, посещающих цветок. Рыльце расположено таким образом, что оно получает пыльцу с участка тела пчелы, запыленного длинным пыльником.

Клейстогамные цветы

Согласно П. Ашерзону («Bulletin Soc. Linn. de Paris», 1880, стр. 250,— по реферату в «Centralblatt»), уже Линней показал, что *Helianthemum salicifolium* дает зрелые семена в закрытых цветах. Ашерзон описал клейстогамные цветы у *H. Kahiricum* и *H. Lippii* var. *micranthum*, Boiss. Ссылаясь на авторитет Швейнфурта, он указывает на существование клейстогамных цветов у *Salvia lanigera*. Следующие виды, по его словам, «часто клейстогамны»: *Lamium amplexicaule. Juncus bufonius, Ajuga Iva, Campanula dimorphantha.*

Во второй работе («Sitz. d. Ges. Naturf. Freunde zu Berlin», 1880, стр. 97,— по реферату в «Bot. Centralblatt») Ашерзон дает дальнейшее описание клейстогамии у *Helianthemum Kahiricum*. Цветы раскрываются ранним утром, так что в это время перекрестное опыление является возможным; в течение дня лепестки опадают и чашелистики плотно охватывают тычинки и пестики, и таким образом цветок превращается в клейстогамный.

Барон Э. Эггерс («Bot. Centralblatt», 1881, VIII, стр. 57) утверждает, что *Sinapis arvensis*, выросшая в Вест-Индии, дала клейстогамные цветы.

Следующие Acanthaceae имеют клейстогамные цветы: *Stenandrium rupestre*, *Dicliptera assurgens*, *Stemonacanthus coccineus*, *Dianthera sessilis*. *Blechum Brownei*.

Из других семейств клейстогамны также: [«лимонное дерево»] *Erithalis fruticosa* (Rubiaceae) и *Polystachya luteola* [Orchidaceae].

Оригинальные цветы *Pavonia hastata* описаны Э. Экелем («Comptes rendus», LXXXIX, стр. 609). Этот вид имеет клейстогамные цветы, которые отличаются от хазмогамных главным образом отсутствием нектароуказателей: обычно они и не имеют нектарников. Пыльца по своему строению энтомофильна и, как говорят, прорастает в трубочки еще в пыльниках.

Ф. Людвиг («Bot. Centralblatt», 1880, стр. 861) упоминает, что *Plantago virginica* дает в культуре только клейстогамные цветы.

Ф. Мюллер («Nature», XIX, 1879, стр. 463) указывает, что своеобразные подводные бразильские Podostemonaceae образуют, по всей вероятности, клейстогамные цветы.

Сольмс-Лаубах («Göttingen. Nachrichten», июнь 1882) написал интересную работу о Heteranthera, растении, относящемся к семейству Pontederiaceae. Он описывает клейстогамию у некоторых видов этого рода и подчеркивает, что форма и распределение клейстогамных цветов являются видовыми признаками, без помощи которых *H. callaefolia* невозможно отличить от *H. Kotschyana*.

Январь 1884. *Френсис Дарвин*».

2. (Стр. 43). Гермафродитные растения (греч. ἑρμαφρόδιτος)— растения,все цветы которых имеют развитые тычинки и пестики и, таким образом,являются обоеполыми.

3. (Стр. 43). Полигамными растениями Линней назвал растения, имеющие, наряду с обоеполыми, также и однополые цветы.

4. (Стр. 43). Гетеростильный (греч. ἕτερος — другой, разный; στῦλος — столбик, палочка) — разностолбчатый.

5. (Стр. 43). Греч. γένος — происхождение, род. Гетерогенный — разнородный.

6. (Стр. 44). Дарвин употребляет как здесь, так и далее слово fertilization и в прямом его смысле, т. е. в смысле «оплодотворение» и в смысле «опыление». Мы переводим его каждый раз так или иначе — по смыслу.

7. (Стр. 44). Клейстогамные цветы — нераскрывающиеся цветы.

8. (Стр. 44). Совершенные, или хазмогамные цветы, — раскрывающиеся цветы, обычно перекрестно опыляемые.

9. (Стр. 44). Способность зарывать плоды в землю, или геокарпия, свойственна не только растениям с клейстогамными цветами, но и с хазмогамными. Например, крестоцветное *Morisia hypogaea* (Viv.) Gay, живущее в Сардинии и на Корсике, зарывает свои стручки, развившиеся из красивых желтых цветов.

10. (Стр. 45). П. Кнут (Blütenbiologie, II, 2, 1899, стр. 302) установил наличие в Германии двух форм *Lysimachia vulgaris*, в различной степени приспособленных к перекрестному опылению. На солнечных открытых местообитаниях растет f. (вернее morpha) *aprica* P. Knuth с крупным венчиком и столбиком, поднимающимся над пыльниками на несколько миллиметров. Она приспособлена к перекрестному опылению. Самоопыление затруднено. В тенистых местах встречается f. (m). *umbrosa* P. Knuth с несколько меньшими венчиками и с рыльцем, расположенным на одной высоте с пыльниками. Самоопыление происходит здесь очень легко.

11. (Стр. 45). Среди сборного вида очанки лекарственной *Euphrasia officinalis* L. встречаются виды с крупным венчиком (12—15 мм длины), являющиеся типичными насекомоопыляемыми растениями, например, *E. Rostkoviana*; затем, виды с венчиком средней длины (8—10 мм), вроде *E. stricta*, у которой наблюдаются приспособления как к ксеногамии (опылению чужой пыльцой), так и к автогамии (опылению пыльцой того же цветка), и, наконец, виды с маленькими венчиками (4—7 мм), вроде *E. gracilis* или *E. minima*, приспособленные к автогамии, хотя время от времени и у них наблюдается ксеногамия. R. Wettstein, Monographie der Gattung Euphrasia, Leipzig, 1896.

12. (Стр. 45). В сборном виде *Viola tricolor* у *V. arvensis* Murr. наблюдается ряд приспособлений к автогамии.

13. (Стр. 45). См. работу моей ученицы В. В. Письяуковой: Направление эволюции соцветий некоторых Cruciferae и Dipsacaceae, «Учен. Зап. Ленингр. Гос. Пед. инст. им. Герцена», 1939, 16, 6, стр. 35—106, где дана сводка литературы

по этому вопросу и приведен новый материал, подтверждающий правильность взглядов Дарвина на пути эволюции цветковых.

14. (Стр. 47). Дарвин употребляет здесь и далее термин «a seed» (семя) для обозначения «единицы распространения», поясняя в скобках, что таковой в данном случае является плод (a fruit). В настоящее время для обозначения «единицы распространения» чаще всего пользуются термином «диаспора», предложенным Р. Сернандером в 1927 г. Генеративной диаспорой может быть: (1) семя («кедровый орех», хлопок); (2) косточка плода (грецкий орех); (3) плод (лесной орех, береза одуванчик); (4) соплодие (ковыль, лисохвост, шелковица, инжир, липа, лопух) (5) целое растение или вся его наземная часть (перекати-поле, иерихонская роза) Клементс(1904) и Гейнтце(1932) предлагают вместо «диаспора» термин «диссеминула».

15. (Стр. 47). «Эта своеобразная дегенерация иногда распространяется на весь зонтик».

16. (Стр. 47). Здесь Дарвин опять употребляет слово seeds в смысле диаспоры, в данном случае это плоды).

17. (Стр. 47). Гетерокарпия и амфикарпия, т. е. наличие у одного вида нескольких, обычно двух, типов плодов, имеет, как показали позднейшие исследования, очень большое значение в борьбе за существование. У зонтичного *Torilis nodosa* (L.) Gärtn. плоды, расположенные по периферии соплодия, покрыты цепкими колючками и распространяются с помощью животных; плоды же, находящиеся внутри соплодия, покрыты небольшими бородавочками и распространяются с помощью воды. У столь распространенных в наших садах ноготков (*Calendula officinalis* L.) имеются плоды даже трех типов.

18. (Стр. 48). Семейство Restiaceae в настоящее время называется Restionaceae.

19. (Стр. 49). *Thymus serpyllum* L.

20. (Стр. 57). Легитимный — законный (от лат. legitimus). Иллегитимный — незаконный. «Union» правильнее, конечно, переводить словом «соединение», но при частом и многообразном употреблении этого слова в тексте перевода могли бы возникнуть неясности, почему мы предпочли пользоваться термином «союз».

21. (Стр. 61). ***Primula auricula*** L., ***P. Palinuri*** Petagna, *P. viscosa* All., *P. hirsuta* All. относятся, по Паксу (F. Pax und R. Knuth, Primulaceae, в соч.: Engler, «Das Pflanzenreich», IV, 237, 1905) к секции Auricula, а *P. verticillata* Forsk к секции Floribundae Pax. Пакс пишет (l. c., 147), что «до сих пор (т. е. до 1905 г.) неизвестны гибриды между видами, принадлежащими к различным секциям». Это утверждение является одним из доказательств того, что немецкий монограф рода Primula не читал данной работы Дарвина, в которой, как видим, примулам отведено очень большое место.

22. (Стр. 65). Дарвин, стремясь к лаконичности, говорит о «самоопыленных коробочках» вместо: «коробочки, развившиеся из цветов по опылении последних собственной пыльцой».

23. (Стр. 65). ***Primula sinensis*** Lindl. С 1820 г. перешла из китайских культур в Европу.

24. (Стр. 69). ***Primula sikkimensis*** W. J. Hooker. Родом из Сиккима. Введена в культуру Ботаническим садом в Кью (Англия) в 1851 г.

25. (Стр. 69). ***Primula cortusoides*** L. В культуре с 1794 г. Коренной ареал — от западного склона Урала до Алтая.

26. (Стр. 70). ***Primula involucrata*** Wall. Гималайский вид. В культуре с 1884 г.

27. (Стр. 70). ***Primula farinosa*** L. В арктической и северной частях лесной зоны северного полушария (южная граница распространения проходит в южной части Ленинградской области), в горах умеренной зоны северного полушария, в Андах — от Чили до Огненной Земли.

28. (Стр. 72). Дарвин получал материал из различных ботанических садов, в которых ряд растений культивируется под условным, а иногда даже и неверным названием. Поэтому не всегда удается установить, с каким видом имел дело Дарвин. ***Primula villosa*** Jacq.: по Паксу (Pax, Monographie der Gattung Primula.— Engler, Jahrb., 10, 227); описываемая Мюллером под этим именем примула, вероятно, ***P. hirsuta*** All., так как ***P. villosa*** Jacq. встречается только в Штирии и в Норийских Альпах. Эти два вида часто смешиваются.

29. (Стр. 72). ***P. scotica*** W. J. Hooker: Пакс рассматривает этот вид, как разновидность *P. farinosa* L. Вероятно, самостоятельная географическая раса.

P. verticillata: вероятно,— *P. Boveana* Decne., синайский вид, вошедший в культуру в 1825 г.

P. sibirica Jacq.: голарктический вид, в культуре с 1818 г.

P. elata Buch. Hamilt.— синоним *P. denticulata* Smith., гималайского вида, в культуре с 1824 г

P. mollis Nutt.: восточногималайский вид, вошедший в культуру в 50-х годах прошлого столетия.

P. longiflora All.: альпийский гомостильный вид.

P. stricta Hornem.: родом из субарктической Европы, культивируется.

30. (Стр. 73). *Hottonia palustris* L.: европейский вид

31. (Стр. 75). *Androsace Vitaliana* Lapeyr.— синоним *Douglasia Vitaliana* (L.) Hook. f. Горы Испании, Альпы. По Стирлингу в природе, в Швейцарии, соотношение двух форм этого растения таково: 64% короткостолбчатых и 36% длинностолбчатых. Растения короткостолбчатой формы более самостерильны. При иллегитимном опылении короткостолбчатой формы получаются короткостолбчатые и длинностолбчатые растения в пропорции 3 : 1. При этом получается и вполне устойчивая гомозиготная короткостолбчатая форма. Она сильно развита вегетативно и энергичнее размножается вегетативным путем (J. Stirling, Studies of flowering in heterostyled and allied species. Part I. The Primulaceae, «Publ. of the Hartley Bot. Lab.» 1932, 8, 1—42).

32. (Стр. 75). *Soldanella alpina* L. по Паксу, гомостильна.

33. (Стр. 76). Монограф рода Primula Пакс признает самостоятельность всех этих трех видов. Таким образом, Дарвин оказался прав, доказывая их видовую самостоятельность. Видовые их названия: *P. elatior* (L.) Hill., *P. acaulis* (L.) Hill., *P. officinalis* (L.) Hill.

34. (Стр. 78). Примером своеобразного научного дальтонизма является то, что монограф рода Primula Ф. Пакс, говоря об искусственных гибридах у Primula, цитирует работы Ljungströmm в «Bot. Centralbl.», 1888, 35, 182, и Grenier, Fl. chaine jurass, 1865—1875, 499, и не упоминает ни о Дарвине (1877), ни о Гертнере (1849).

35. (Стр. 79). «Один автор» в сноске: J. Sidebotham («Phytologist», III, 1848).

36. (Стр. 79). «Знаменитый *Cytisus Adami*» — гибрид, полученный садовником Адамом в 1829 г. путем инокулировки почки *Cytisus purpureus* Scop. на ствол *Laburnum vulgare* Griesb. Полученный таким образом вегетативный гибрид (или, как назвал подобного рода гибриды Дарвин, прививочная помесь) давал цветы средней окраски по сравнению с исходными формами. Половым путем *Cytisus purpureus* и *Laburnum vulgare* не скрещиваются.

37. (Стр. 80). «Закон аналогичной изменчивости» — см. «Происхождение видов» (наст. издание, том III, стр. 384 и след.).

38. (Стр. 87). *Primula hirsuta* All. Интересно отметить, что Паксу остались неизвестными эти удачные опыты по гибридизации *P. hirsuta* с другим видом.

39. (Стр. 96). *Linum perenne*, var. *Austriacum* — синоним *Linum austriacum* L.

40. (Стр. 100). См. примечание 39-ое.

41. (Стр. 101). Т. е., что он снабжен «выступающими тычинками», другой — «тычинками, более длинными, чем пестики» и еще другой имеет «5 больших тычинок, превосходящих длиною пестики».

42. (Стр. 102). (Boragineae) — в настоящее время семейство Boraginaceae.

43. (Стр. 102). Siebengebirge (Зибенгебирге) — возвышенность на правом берегу Рейна, несколько выше города Бонна.

44. (Стр. 108). *Amsinckia spectabilis* F. et M. Отмеченное Дарвином явление широко распространено среди растений, обладающих антодиями. Подробно см. в работе В. В. Письяуковой (примечание 13).

45. (Стр. 108). *Anchusa arvensis* — синоним *A. officinalis* L.

46. (Стр. 108). *Polygonum fagopyrum* — синоним *Fagopyrum sagittatum* Gilib.

47. (Стр. 108). Дарвин говорит о плодах, но называет их семенами. Плод у гречихи односемянный орешек.

48. (Стр. 109). *P. aviculare* L. обычно самоопыляется.

49. (Стр. 109). Thymeliae — в настоящее время семейство Thymelaeaceae.

50. (Стр. 109). Многие систематики включают Leucosmia в род Drymispermum в качестве секции.

51. (Стр. 111). *Forsythia suspensa* Vahl. (1805). По Th. Meehan (Observations on Forsythia. «Proc. Ac. Nat. Sc.», Philadelphia, 1883, May 15, 111—112), длинностолбчатая форма этого растения была описана в 1846 г. Линдли под названием *F. viridissima* Lindl.

52. (Стр. 113). *Gilia micrantha* Steud. По данным Alice J. Meritt (Notes on the pollinisation of Californian mountain flowers, «Erythea», 1897, 5, 17), это растение несомненно гетеростильно.

53. (Стр. 114). Запутанность, может быть, мнимая. Количество измерений, несомненно, недостаточно для каких-либо выводов.

54. (Стр. 114). Erythroxylidae — в настоящее время семейство Erythroxylaceae.

55. (Стр. 114). Исследованиями Бурка (W. Burck, Over de eigenaardige heterostylie der bloemen van Erythroxylon. «Ned. Kruidk. Archief», 1893, 2 ser., 6) обнаружено наличие у Erythroxylon гетеростилии. Здесь, по Бурку, наблюдается переход от триморфного состояния к диморфному.

56. (Стр. 115). *Sethia acuminata* — синоним *Erythroxylon lucidum* Moon.

57. (Стр. 115). *Sethia obtusifolia* Thw.— синоним *Erythroxylon obtusifolium* (Thw.) Hook.

58. (Стр. 115). Hypericineae — в настоящее время семейство Guttiferae.

59. (Стр. 116). *Aegiphila obdurata* — вида под таким названием в Index Kewensis нет. Повидимому, садовое название.

60. (Стр. 116). «Кью» — Ботанический сад в Кью (Royale Botanic Gardens, Kew) — ведущий ботанический институт Великобритании, расположен в Кью — пригороде Лондона. Основан в 1757 г. Посещается более чем 1 000 000 человек ежегодно. С 1865 по 1885 г. директором сада был друг Дарвина Д. Д. Гукер, унаследовавший эту должность от отца У. Гукера, бывшего директором с 1814 г. После Д. Д. Гукера директором был известный ботаник, зять Гукера У. Т. Тизельтон Дайер, также состоявший в переписке с Дарвином и лично его знавший.

61. (Стр. 119). *Borreria* sp. По данным Бурка (W. Burck, Sur l'organisation florale chez quelques Rubiacées, «Ann. d. Jard. Bot. d. Buitenzorg», 4) ямайская *B. verticillata* G. F. W. Mey. гетеростильна.

62. (Стр. 120). *Posoqueria fragrans* Roxb.— синоним *Randia malabarica* Lam.

63. (Стр. 121). Ср. Britton and Brown, Flora of North. Unit. Stat., 3, 212.

64. (Стр. 122). Чилийский *Hedyotis uniflora* DC. по Reiche, Die Vegetationsverhältnisse am Unterlaufe des Rio Maule. Chile («Englers Jahrb.», 1896, 21, 39), гетеростилен.

65. (Стр. 123). Согласно Бурку (см. указанную в прим. 61 работу), *Psychotria expansa* Bl., *P. montana* Bl., *P. perforata* Miq., *P. robusta* Bl. и *P. sarmentosa* Bl. гетеростильны.

66. (Стр. 123). *Manettia bicolor* Paxt.— синоним *M. luteo-rubra* Benth.

67. (Стр. 129). *Cilissa melanura* Leach.— синоним *Melitta nigricans* Alfken.

68. (Стр. 143). *L. reginae*: нужно *Lagerstroemia flos-reginae* Retz.

69. (Стр. 143). *Cuphea purpurea*— синоним *C. procumbens* Orteg.

70. (Стр. 144). Oxalis в настоящее время относят к семейству Oxalidaceae DC., входящему в отряд Geraniales.

71. (Стр. 147). По мнению Кнута, *Oxalis Regnelli* Дарвина равен *O. catherinensis* N. E. Brown. Вероятно, Кнут ошибается, так как *O. Regnelli* Mig. распространен в Бразилии и Боливии и семена его могли быть получены Дарвином.

72. (Стр. 148). *Oxalis speciosa*— нам не удалось установить, какой именно вид (по современной номенклатуре) описан Дарвином под этим названием.

73. (Стр. 152). *O. Bowii*, надо: *O. Bowiei* Lindl.— один из синонимов *O. purpurata* Jacq. восточной Африки.

74. (Стр. 152). *Oxalis sensitiva* — синоним *Biophytum sensitivum* DC., тропич Африка и Азия.

75. (Стр. 153). *O. acetosella* L.— заячья капуста, кислица.

76. (Стр. 153). *O. stricta* L., Северная Америка.

77. (Стр. 153). *O. tropaeoloides* — синоним *O. corniculata* L.

78. (Стр. 154). В семействе Pontederiaceae гетеростильна, кроме Pontederia, также Eichhornia. См. работу Ф. Мюллера, 1871, указанную в примечании Дарвина на стр. 154.

79. (Стр. 156). B. D. Halsted (1880,«Bot. Gaz.», 14, 255—257) показал, что *Pontederia cordata* L. триморфна.

80. (Стр. 157). Точнее было бы сказать: «из семян, являющихся результатом легитимного опыления».

81. (Стр. 160). Контабесцентное (абортивное) состояние пыльцы. На этом построен метод Кельрейтера определения гибридов.

82. (Стр. 166). По данным Е. Бодмер (1927), подсчитавшей 6169 экземпляров *Lythrum salicaria* в окрестностях Цюриха, на долю длинностолбчатой формы приходится 36,4% популяции, среднестолбчатой — 33,0% и короткостолбчатой — 30,6%. Таким образом, эти данные вполне подтверждают данные Дарвина и не дают никаких оснований для пересмотра его взглядов.

83. (Стр. 188). Ср. с тем, что говорит Дарвин на стр. 208.

84. (Стр. 189). «Зерна пыльцы видов, принадлежащих к одному роду, обычно схожи друг с другом».

85. (Стр. 198). Oxalis в настоящее время относится к семейству Oxalidaceae.

86. (Стр. 199). *Polygonum fagopyrum* относится в настоящее время к небольшому роду Fagopyrum.

87. (Стр. 200). У Pontederia простой венчиковидный околоцветник.

88. (Стр. 202). Неясно, с каким видом Nolana имел дело Дарвин: с *Nolana prostrata* L., или с *N. paradoxa* Lindl., культивируемой обычно в ботанических садах под названием *N. prostrata* Hort.

89. (Стр. 202). *Gesneria pendulina* Lindl. Bot. Reg., t. 1082. Bras.

90. (Стр. 210). Об усоногих раках и об открытых Дарвином у них дополнительных самцах см. работу Дарвина «Усоногие раки», перевод некоторых глав которой дан во II томе настоящего издания.

91. (Стр. 214). Т. е. на основании того, какой орган появляется или созревает раньше в процессе развития.

92. (Стр. 217). *Euonymus europaeus* (Celastrineae) — синоним *E. europaea* L. (Celastraceae).

93. (Стр. 222). *Rhamnus frangula* L.— синоним *Frangula alnus* Mill.

94. (Стр. 223). *Ilex opaca* — синоним *I. quercifolia* Meerb.

95. (Стр. 224). *Mentha hirsuta* Huds.— синоним *M. aquatica* L.

96. (Стр. 224). *Nepeta glechoma* Benth.— синоним *Glechoma hederacea* L.

97. (Стр. 224). *Mentha vulgaris*. Нам не удалось установить, какой вид имеет в виду Дарвин.

98. (Стр. 224). *Melissa clinopodium* — синоним *Calamintha clinopodium* Benth.

99. (Стр. 227). *Scabiosa arvensis* — синоним *Knautia arvensis* Coult.

100. (Стр. 227). *S. succisa* — синоним *Succisa praemorsa* Gilib. Эндемичная — здесь в смысле местная. Ареал *S. praemorsa* Gilib. не ограничивается Англией.

101. (Стр. 227). *S. atro-purpurea* L.— средиземноморский вид.

102. (Стр. 229). *Cnicus palustris* Willd.— синоним *Cirsium palustre* Scop. *C. acaulis* Willd.— синоним *Cirsium acaule* All.

103. (Стр. 232). *Ranunculus aquatilis* L.— водная группа видов, выделяемых в настоящее время в особый род Batrachium.

104. (Стр. 232). *Alisma natans* L.— синоним *Elisma natans* (L.) Buchenau.

105. (Стр. 233). Cuscuta в настоящее время относится к семейству Cuscutaceae.

106. (Стр. 233). Scrophularineae—в настоящее время семейство Scrophulariaceae.

107. (Стр. 233). Nyctagineae — в настоящее время семейство Nyctaginaceae.

108. (Стр. 233). Cistineae — в настоящее время семейство Cistaceae.

109. (Стр. 233). Balsamineae — в настоящее время семейство Balsaminaceae.

110. (Стр. 233). Junceae — в настоящее время семейство Juncaceae.

111. (Стр. 233). Commelineae — в настоящее время семейство Commelinaceae.

112. (Стр. 233). У Arachis самозарывающиеся плоды развиваются из хазмогамных цветов. У *Trifolium polymorphum* Poir., растущего в Андах, хазмогамные

цветы большей частью не приносят плодов. Клейстогамные цветы дают небольшие яйцевидные бобы, самозарывающиеся в землю.

113. (Стр. 233). *Plantago virginica* L., по Аза Грею (Syn. Flora of North America, 2, I, p. 392), развивает наряду с почти стерильными хазмогамными цветами также и клейстогамные цветы. Рейхе («Engler. Jahrb.», 1896, 21, S. 40) указывает, что растение дает клейстогамные цветы и в Чили.

114. (Стр. 232). Дарвин называет «совершенными» (perfect) хазмогамные (открытые) цветы.

115. (Стр. 236). Махровые цветы у фиалок обнаружил еще Теофраст.

116. (Стр. 236). *Viola nana* Godr. одна из форм сборного вида *V. tricolor* L.

117. (Стр. 237). *Viola Roxburghiana* Voigt — синоним *V. Patrinii* Ging. Гималаи.

118. (Стр. 237). *Viola lancifolia* Bess.— синоним *V. canina* L.

119. (Стр. 237). *Viola sylvatica* — синоним *V. sylvestris* Lam.

120. (Стр. 237). *Viola bicolor* Gilib.— синоним *V. tricolor* L.

121. (Стр. 237). *V. ionodium*,—вероятно, *V. ionidium*, относимый в настоящее время к роду Hybanthus.

122. (Стр. 238). У Oxalis 5 рылец. Дарвин измерял расстояние *a* (диаметр окружности) между верхушками двух противостоящих рылец (см. рисунок).

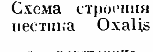


Схема строения пестика Oxalis

a — расстояние между верхушками двух противостоящих рылец (к примечанию 122).

123. (Стр. 240). *Vandellia sessiflora* Benth. не абиссинское, а гималайское растение, так же как и предшествующий вид *Vandellia nummularifolia* Don. Вероятно, путаница произошла в ботаническом саду.

124. (Стр. 240). Дарвин называет плод Ononis коробочкой. У Ononis плод — боб.

125. (Стр. 241). *Amphicarpaea monoica* Ell. и *Voandzeia subterranaea* Thouars обладают самозарывающимися плодами.

126. (Стр. 241). *Impatiens fulva* Nutt. — синоним *I. biflora* Walt.

127. (Стр. 241). *Impatiens noli-me-tangere* — синоним *I. noli-tangere* L.

128. (Стр. 242). *Eranthemum ambiguum* Roem. et Schult. — синоним *Anthacanthus acicularis* Nees. Ямайка.

129. (Стр. 243). *Bunchosia Gaudichaudiana* A. Juss. синоним *B. fluminensis* Griesch.

130. (Стр. 243). *Hoya carnosa* R. Br. — лиана, часто культивируемая в комнатах под названием «восковое дерево».

131. (Стр. 247). Здесь Дарвин, несомненно, имел в виду не «цветок Leontodon», а его цветкоподобную корзинку, или антодий.

132. (Стр. 247). В английском издании 1892 г. вместо чисел 32 и 55, как в издании 1877 г., стоят цифры 33 и 67, что представляет собой явную опечатку.

НАСЕКОМОЯДНЫЕ РАСТЕНИЯ

ПРИМЕЧАНИЯ Н. Г. ХОЛОДНОГО

1. (Стр. 315). «Пурпурная жидкость», которой, по описанию Дарвина, наполнены клетки в ножках щупалец росянки, представляют собою не что иное, как клеточный сок, окрашенный антоцианом. Протоплазма, выстилающая тонким слоем стенки этих клеток, бесцветна, как и во всех других растительных клетках. Антоцианов известно несколько. В химическом отношении они все принадлежат к глюкозидам, т. е. содержат в своей молекуле сахар, который может быть отщеплен действием соляной кислоты. В зависимости от реакции среды растворы антоциана имеют различную окраску: красную, пурпурную, фиолетовую или голубую. Изменения окраски иногда наблюдаются в одной и той же клетке — в связи с изменением реакции (pH) клеточного сока. Так, например, лепестки только что распустившихся цветов медуницы (*Pulmonaria officinalis*) имеют яркорозовый цвет, а позже он переходит в фиолетовый или даже синий. Старый термин «эритрофилл» в настоящее время не употребляется.

2. (Стр. 316). Упоминаемая здесь и в некоторых других местах «спиральная нить» представляет собой, несомненно, спиральное утолщение клеточной оболочки, которое может быть оторвано от более тонких частей оболочки и в таком виде действительно напоминает тонкую спирально закрученную нить.

3. (Стр. 317). Как указано во вступительной статье (стр. 293), Дарвин неправильно представлял себе сущность аггрегации: она заключается не в образовании «комочков протоплазмы» за счет поглощенных веществ или под влиянием химического раздражения, а в сокращении большой центральной вакуоли и в распадении ее на несколько более мелких, непрерывно изменяющих свою форму. Кроме того, с явлением аггрегации Дарвин ошибочно смешивал образование в клетках (в протоплазме и в клеточном соке) различных зернышек, что часто наблюдается как результат поглощения клеткой тех или иных веществ извне. По предложению Гёбеля это явление было впоследствии названо грануляцией.

4. (Стр. 322). Утверждение, что «питание мхов идет целиком за счет атмосферы», конечно, не верно. Мхи так же, как и высшие зеленые растения, поглощают из воздуха только углекислоту и частично воду. Азотистые соединения и минеральные соли они извлекают из почвы или из другого субстрата при помощи «ризоидов», заменяющих им корни. Однако, благодаря своей нетребовательности, мхи часто дают обильный рост на таких почвах, которые мало пригодны для развития большинства высших растений, а также на коре деревьев, на голых скалах и т. п.

5. (Стр. 323). Приводим дополнение, сделанное в этом месте Фр. Дарвином для второго издания «Насекомоядных растений»:

«После выхода первого издания было произведено несколько опытов с целью выяснить, способны ли насекомоядные растения извлекать пользу из животной пищи.

Мои опыты были опубликованы в «Journal of the Linnean Society, v. XVII» и почти одновременно были опубликованы результаты Келлермана и фон-Раумера в «Botanische Zeitung», 1878. Мои опыты были начаты в июне 1877 г., когда растения были собраны и посажены в шесть обыкновенных глубоких тарелок. Каждая тарелка была разделена низкой перегородкой на два отделения, и худшая половина каждой культуры была выбрана для кормления, тогда как прочие растения были обречены на «голодание». Возможность самостоятельной ловли насекомых опытными растениями была устранена при помощи покрывала из тонкого газа, так что получаемая ими животная пища состояла исключительно из мельчайших кусочков жареного мяса, которые давались растениям, предназначенным для кормления, но не давались растениям, обреченным на голодание. Уже через 10 дней ясно обнаружилась разница между подкармливаемыми и голодающими растениями: первые были зеленее, и красная окраска их щупалец была ярче. В конце августа растения были сравнены по числу, весу и размерам различных органов, причем получились следующие поразительные результаты:

	Голодающие	Подкармливаемые
Вес растений (без цветочных стрелок)	100	121,5
Число цветочных стрелок	100	164,9
Вес стрелок	100	231,9
Число коробочек	100	194,4
Общий вес семян	100	379,7
Общее число семян	100	241,5

Эти результаты довольно ясно показывают, что насекомоядные растения извлекают большую пользу из животной пищи. Интересно отметить, что наиболее резкое различие между двумя рядами растений обнаруживается в отношении органов воспроизведения, т. е. в цветочных стрелках, коробочках и семенах.

После того, как цветочные стрелки были срезаны, три группы растений были оставлены в покое на всю зиму, чтобы определить (сравнением весеннего роста) количество запасного материала, накопленного за лето. Как контрольные, так и опытные растения не получали пищи до 3 апреля, когда было найдено, что средний вес каждого растения составлял 100 для голодающих, 213 — для подкармливаемых. Это доказывает, что подкармливаемые растения отложили гораздо большее количество запасного материала, несмотря на то, что произвели почти вчетверо больше семян.

Келлерман и фон-Раумер в своих опытах давали растениям в пищу вместо мяса тлей; этот метод значительно увеличивает ценность их резуль-

татов. Их выводы подобны моим и показывают, что подкармливаемые растения не только приносят больше семян, но и образуют также более тяжелые зимние почки, чем растения голодающие.

Д-р Бюсген в более недавнее время напечатал («Botan. Zeitung», 1882) интересную статью о том же вопросе. Его опыты имеют то преимущество, что были произведены над молодыми Drosera, выросшими из семян. Некормленые растения при таком условии отстают гораздо сильнее, чем в опытах над взрослыми растениями, имеющими уже некоторое количество запасного вещества. Поэтому нечего удивляться, что результаты Бюсгена резче результатов Келлермана и фон Раумера или моих собственных: так, например, он нашел, что у «питаемых» растений число коробочек было в пять с лишком раз больше, чем у контрольных, тогда как мои цифры — 194 : 100. Бюсген дает хорошую сводку по всему вопросу и, подводя итоги, говорит, что наглядное превосходство питаемых растений над непитаемыми настолько велико, что становится понятным, почему выработались приспособления к ловле насекомых».

6. (Стр. 331). Английский миним равняется приблизительно 0,06 куб. см.

7. (Стр. 332). Из описанных в этом отделе опытов можно было бы сделать вывод, что равномерное (не изменяющееся по своей интенсивности) давление на железки со стороны твердого тела достаточно, чтобы вызвать движение щупалец. Однако, Пфеффер (1885) показал, что щупальца росянки так же, как и усики различных растений, реагируют на прикосновение только в том случае, если величина производимого давления более или менее быстро изменяется во времени и если механическая деформация отдельных чувствительных клеток достаточно резко выражена. Поэтому, например, давление, оказываемое струей чистой воды или поверхностью застывшей желатины, не вызывает двигательной реакции; но достаточно примешать к воде или к желатине небольшое количество глины или песку, чтобы получить заметные изгибы. Повторяя опыты Дарвина, Пфеффер убедился, что стекло и другие твердые тела, помещенные на железки росянки, вызывают пригибание щупалец только в том случае, если их приводить хотя бы в слабое сотрясение; в состоянии полного покоя они не оказывают никакого действия. Чтобы вызвать механическое раздражение, достаточно даже тех ничтожных толчков, которые подопытное растение получает благодаря дрожанию стола или пола. Такие толчки, несомненно, имели место и в опытах Дарвина, на что он сам указывает (стр. 330). Поэтому его данные, приводимые в этой главе, не противоречат результатам опытов Пфеффера.

8. (Стр. 334). Ч. Дарвин, опираясь на наблюдения своего сына Френсиса, опубликованные впоследствии в «Quarterly Journal of Microscopical Science» (1876), повидимому, считал клетки ножек безъядерными. Ошибочность этого утверждения была вскоре доказана Пфеффером (см. его «Osmotische Untersuchungen», 1877, стр. 197).

9. (Стр. 335). Описываемые здесь «маленькие массы» внутри клеток, подвергшихся аггрегации, как было уже отмечено выше (см. выше примечание 3), представляют собою не «комочки протоплазмы», а вакуоли, наполненные окрашенным клеточным соком и только с поверхности одетые тонким гиалиновым слоем протоплазмы. Впервые такой взгляд на аггрегацию был высказан Пфеффером («Osmotische Untersuchungen», 1877), затем он был подтвержден Шимпером (1882), Гарднером (1885), де Фризом (1886), а в новейшее время Окерманом (1917) и др.

10. (Стр. 336). Компрессорий (Compressorium) — прибор, долгое время (до семидесятых годов 19 века включительно) применявшийся в микроскопии с целью механического разъединения составных элементов различных микрообъектов путем постепенно усиливаемого давления на них. В схеме компрессорий устроен таким образом, что объект кладется между двумя горизонтально расположенными стеклами, которые можно постепенно сближать друг с другом при помощи различного рода винтовых и пружинных приспособлений *(С. Соболь)*.

11. (Стр. 338). Здесь Дарвин, несомненно, имел дело с грануляцией, а не аггрегацией (см. выше примечание 3).

12. (Стр. 347). Постановку опыта, избранную Дарвином для решения вопроса о роли кислорода при распространении аггрегации по щупальцу, нельзя признать удачной, так как углекислота в высоких концентрациях, а тем более в чистом виде, ядовита. Поэтому неизвестно, чему следует приписать полученный Дарвином результат: отсутствию кислорода или действию углекислоты. Необходимо было воспользоваться каким-нибудь нейтральным газом, например, азотом или водородом.

13. (Стр. 348). Утверждение, что «полученные путем аггрегации массы... не наполнены жидкостью, но тверды до самого центра», не верно, поскольку оно отно-

сится к настоящей аггрегации (а не к грануляции). Как было уже указано выше, наблюдаемые при этом внутри клетки тела, «непрерывно изменяющие свою форму и положение», представляют собою просто вакуоли и, следовательно, содержат внутри жидкость (клеточный сок).

14. (Стр. 348). По поводу слов «которое... света» Фр. Дарвин делает замечание, что, вероятно, они были бы опущены Ч. Дарвином во втором издании.

15. (Стр. 350). См. две статьи Ч. Дарвина 1882 года о действии углекислого аммония на хлорофилловые тельца и на корни некоторых растений, перевод которых дан в этом томе (стр. 589 и 607).

16. (Стр. 359). Соответствующее место немецкого оригинала: «Handbuch der Physiologie», 1844, том I, стр. 422.

17. (Стр. 364). Рис и Вилль («Botan. Zeitung», 1875, стр. 716), раздражая железки Drosera стеклянной пылью, собрали выделение приблизительно с тысячи экземпляров этого растения и анализировали его. Они с достоверностью установили наличие в исследованном выделении муравьиной кислоты. Кроме того, по запаху они считали вероятным присутствие масляной и пропионовой кислот. Горуп-Безанец и Вилль («Botan. Zeitung», 1876, стр. 476) показали, что нейтральное выделение Nepenthes приобретает сильные переваривающие свойства, если его подкислить муравьиной кислотой. В обоих случаях эта кислота играет ту же роль, что и соляная в желудочном соке млекопитающих животных: она действует как антисептик и в то же время содействует работе расщепляющих белки протеаз.

18. (Стр. 372). Перевод: «Говорят, что желудочный сок лишает мышечное волокно его поперечной полосатости. Выраженное в такой форме, это положение может привести к двусмысленности, ибо утрачивается только внешний *вид* полосатости, а не анатомические элементы, вызывающие ее. Известно, что полоски, придающие столь характерный вид мышечному волокну, возникают вследствие того, что элементарные тельца,находящиеся на равных друг от друга расстояниях внутри смежных волокон, тесно расположены параллельными рядами. И вот, как только соединительная ткань, которая связывает элементарные волоконца друг с другом, начинает набухать и растворяться и как только сами эти волоконца разъединяются, этот параллелизм нарушается, а вместе с ним и [внешний] вид,— оптическое явление полосатости. Если после распада волокон рассматривать под микроскопом элементарные волоконца, можно еще весьма отчетливо различить внутри них тельца, которые, все более и более бледнея, остаются видимыми вплоть до того момента, когда сами волоконца разжижатся и исчезнут в желудочном соке. То, что вызывает полосатость, исчезает, в сущности, только с разжижением самого мясного волокна».

19. (Стр. 372). Перевод: «Набухание, которым начинается переваривание мяса, является результатом действия кислого желудочного сока на соединительную ткань, которая сначала растворяется и благодаря своему разжижению разъединяет волоконца. Последние затем растворяются в значительной части, но, прежде чем перейти в жидкое состояние, они имеют наклонность разбиваться на маленькие поперечные фрагменты. «Мясные частицы» («sarcous elements») Боумана, которые представляют собою не что иное, как продукты этого поперечного деления элементарных волоконец, могут быть отделены друг от друга и изолированы с помощью желудочного сока, если только не дожидаться полного разжижения мышцы».

20. (Стр. 373). По поводу этих результатов Фр. Дарвин делает замечание, что их едва ли можно считать надежными, так как синтонин, приготовленный д-ром Муром, повидимому, далеко не был чист.

21. (Стр. 378). Гидропические выделения —жидкости, скопляющиеся в тканях и полостях тела при некоторых заболеваниях, например, при водянке.

22. (Стр. 381). Различие в действии выделения железок росянки на свеже осажденный казеин молока и на препарат его, очищенный химическим путем, по мнению проф. Сандерсона, на которого ссылается Фр. Дарвин в примечании ко второму изданию «Насекомоядных растений», объясняется тем, что для удаления из казеина примесей применяется спирт, вызывающий значительную денатурацию этого белкового соединения.

23. (Стр. 386). Гремучая вата представляет собой клетчатку, в которой водород замещен не азотом, а группой NO_2.

24. (Стр. 389). Теория Шиффа о стимулирующем действии некоторых веществ на сокоотделительную деятельность желез желудка долгое время не пользовалась популярностью, так как после работ И. П. Павлова и его школы, выяснивших важнейшую роль нервной системы в процессе пищеварения, все внимание исследователей было устремлено в сторону изучения рефлекторного механизма, регулирую-

щего деятельность пищеварительных желез. Однако в последние годы, в особенности после открытия Попельского (1920), обнаружившего необычайную активность гистамина, как сокогонного агента, при подкожном и внутримышечном его впрыскивании, наблюдается некоторый поворот в сторону забытых идей Шиффа, и в наст. время можно считать твердо установленным, что «химические раздражители способны возбуждать работу желудка, лишенного всех нервов, подходящих к нему извне».

25. (Стр.441).В семидесятых годах XIX века многие зоологи (например, Гексли) еще соединяли жгутиконосцев (Mastigophora) с инфузориями (в современном смысле) в один класс Infusoria. Этим и объясняется, что Дарвин называет Volvox инфузорией.

26. (Стр. 458). Под «жидкостью с малым удельным весом» здесь, очевидно, подразумевается водный раствор слабой концентрации.

27. (Стр. 472). Предположение о содержании белковых веществ в оболочках растительных клеток мало вероятно, хотя исследования Ганштеена (1910) показали, что целлюлозные оболочки часто содержат фосфатиды и, следовательно,имеют более сложный химический состав, чем обычно принималось. Современные представления о строении целлюлозных клеточных оболочек не противоречат, однако, предположению, что вещество, из которого они состоят, при известных условиях может сокращаться вследствие сближения отдельных мицелл.

28. (Стр. 472). Механизм движения щупалец у росянки и до настоящего времени окончательно не выяснен. Наиболее вероятно предположение, что наблюдаемые изгибы зависят от изменения тургора паренхимных клеток двух противоположных сторон ножки, причем уменьшение тургора на вогнутой стороне и увеличение его на выпуклой сопровождается перемещением воды в том же направлении.

29. (Стр.478). Как указывает К. А. Тимирязев («Исторический метод в биологии»), опыты Ч. Дарвина над перевариванием белковых веществ листьями росянки и других насекомоядных дали толчок к развитию нового отдела фитофизиологии — учения о протеолитических ферментах растений.

30. (Стр. 494). Фр. Дарвин (в примечании ко 2-му изданию «Насекомоядных растений») указывает, что по Гардинеру («Proc. Roy. Soc.», vol. 36) клетки этих железок в состоянии покоя содержат зернистую протоплазму и, по большей части, одну большую вакуолю; ядро находится у основания клетки. К концу периода выделения происходят следующие перемены. Ядро уменьшается в размере и располагается в центре клетки, протоплазма становится гораздо менее зернистой, и в ней появляется много мелких вакуолей, так что ядро представляется висящим на лучеобразно расходящихся тяжах протоплазмы. Кроме того, Гардинер отмечает, что в паренхиме листа, поглощающего пищу из пойманной добычи, появляются группы зеленовато-желтых кристаллов неизвестной природы.

31. (Стр. 505). Замечание Дарвина о том, что двигательный импульс передается от самых кончиков чувствительных волосков Dionaea, не вполне точно, так как вся верхняя часть волоска, вплоть до его основания, играет только роль рычага, вызывающего при сгибе механическую деформацию клеток, опоясывающих основную часть и снабженных углублением в виде желобка в утолщенных наружных оболочках (см. рис. 46 вступительной статьи, стр. 296). Повидимому, эти клетки и являются аппаратом, воспринимающим механическое раздражение, действие которого затем распространяется дальше путем передачи некоторых электрофизиологических изменений в паренхимных клетках листа (см. прим. 34).

32. (Стр. 506). Под «клеточной тканью» здесь подразумевается паренхима. Ткань, состоящая из типичных клеток, иногда противопоставлялась трубчатым образованиям (сосудам), входящим в состав сосудисто-волокнистых (проводящих) пучков.

33. (Стр. 507). Механизм движения листьев Dionaea и до сих пор еще не изучен в достаточной мере. Зато довольно хорошо исследованы другие примеры столь же быстрых движений, например, сокращение тычиночных нитей у василька или опускание листьев у стыдливой мимозы под влиянием прикосновения и различных других внешних раздражений. Установлено, что в этих случаях основной причиной движения является резкое уменьшение объема определенных участков паренхимы вследствие быстрого выделения воды из клеточного сока в межклетные пространства, что, в свою очередь, связано с внезапным увеличением проницаемости протоплазмы клеток «двигательной ткани». Весьма вероятно, что аналогичные явления происходят и в клетках паренхимы листьев Dionaea и Aldrovanda под влиянием раздражений, передаваемых из чувствительных волосков.

Необходимым условием для осуществления этих движений является, конечно, наличие значительного тургорного напряжения в паренхимной ткани листа, примыкающей к главной жилке. Если предположить, что объем (а следовательно —

и тургорное напряжение) клеток паренхимы верхней стороны листа, прилегающих к главной жилке по обе стороны от нее, внезапно уменьшается вследствие резкого увеличения проницаемости протоплазмы и выделения наружу части клеточного сока, то клетки паренхимы противоположной (нижней) стороны, расположенные в том же участке и являющиеся в механическом отношении антагонистами верхних, должны так же внезапно увеличиться в объеме или растянуться, как растягивается сжатая пружина, если устранить сдерживающее ее препятствие. Следствием этого должно быть быстрое сближение или «захлопывание» обеих половинок листа. Наблюдения и измерения Ч. Дарвина, относящиеся к листьям Dionaea, довольно хорошо согласуются с изложенными здесь представлениями о механизме движения этих листьев.

Чем объясняется резкое увеличение проницаемости протоплазмы определенных клеток во всех указанных здесь случаях, мы не знаем, но не подлежит сомнению, что оно должно быть связано с какими-то структурными изменениями в поверхностном слое протоплазмы. А так как структура коллоидных образований частично зависит от зарядов составляющих их частиц, то становится до некоторой степени понятным, почему все известные нам случаи быстрых движений растительных органов (так же, как и животных) сопровождаются резкими колебаниями биоэлектрических токов, на что впервые обратил внимание д-р Бэрдон Сандерсон, цитируемый здесь Ч. Дарвином.

34. (Стр. 507). «Токи покоя», наблюдаемые в листьях *Dionaea muscipula*, имеют такой же характер, как и в листьях других растений. Особенностью листьев венериной мухоловки (так же, как и многих других чувствительных растений, например, стыдливой мимозы) являются резкие колебания нормальной разницы потенциалов между различными точками поверхности листа после раздражения, результатом чего являются значительные изменения силы тока в отводящей цепи. Особенно замечательна быстрота, с которой происходят и распространяются по тканям соответствующие этим изменениям физиологические процессы. Так, по данным Бэрдон Сандерсона, после мгновенного слабого индукционного удара уже через 0,04 секунды можно наблюдать колебание тока в отводящей цепи, тогда как двигательная реакция начинается только спустя 1 секунду и заканчивается по истечении 5—6 секунд (при 20° С). При очень слабых раздражениях колебание тока наблюдается и в тех случаях, когда движение совсем отсутствует. При строго локализованном раздражении листа, отрицательное колебание тока в точке, удаленной от места раздражения на 10 мм, наблюдается уже спустя 0,05 секунды, следовательно распространение его по тканям происходит со скоростью 200 мм в секунду. Порядок этой величины, так же как и характер самых колебаний тока, действительно позволяют проводить аналогию между явлениями, наблюдаемыми при раздражении в тканях листа венериной мухоловки и в нервно-мышечном аппарате животных.

35. (Стр. 520 и 521). Как указано во вступительной статье, Roridula и Byblis в настоящее время не относятся больше к Droseraceae, а выделяются в самостоятельные семейства — Roridulaceae и Byblidaceae.

36. (Стр. 529). *Drosophyllum lusitanicum*, обитающий на сухих каменистых холмах и на песчаных почвах дюн Пиренейского полуострова и Марокко, обладает хорошо развитой корневой системой. По данным Фрауштадта (1876) и у Dionaea корни развиты значительно лучше, чем это полагал Дарвин. С другой стороны, многие болотные и водные растения, не обладающие способностью ловить и переваривать насекомых, имеют слабо развитые корни или даже совсем лишены их, как, например, некоторые свободно плавающие обитатели наших пресных вод. Таким образом, прямой связи между насекомоядностью и степенью развития корневой системы, повидимому, не существует.

37. (Стр. 535). Передача «раздражения» (или возбуждения) из клетки в клетку у насекомоядных растений, как и у большинства других, по всей вероятности, осуществляется при посредстве так называемых плазмодесм, т. е. тончайших протоплазматических нитей, пронизывающих оболочки клеток в различных местах (особенно в более тонких участках, например в порах, где они проходят сквозь замыкающую пленку) и расположенных обычно группами. При помощи этих образований несомненно поддерживается органическая связь между отдельными клеточными элементами живого растительного тела. Наличие плазмодесм у насекомоядных растений (Dionaea, Aldrovanda и др.) было установлено Гардинером (1884), Мак Ферленом (1892), Габерландтом (1901) и др.

Немец (1901) опубликовал наблюдения, которые, по его мнению, давали основание утверждать, что в живых тканях растений, особенно в тех частях их, где происходит передача раздражений, внутри клеток имеются особые фибриллы или нити,

соединенные в довольно массивные тяжи, причем направление этих фибрилл совпадает с направлением, по которому из клетки в клетку передается возбуждение. Немец проводил аналогию между этими образованиями и нервными фибриллами животных. Однако его данные не были подтверждены другими исследователями, и в настоящее время существование у растений особых *внутриклеточных* путей передачи раздражений в форме морфологически обособленных нитевидных образований считается недоказанным. Тем не менее некоторые авторы (например, Феннер, 1904) допускают, что у насекомоядных растений в лубе проводящих пучков имеются особые сильно удлиненные клетки, специально предназначенные для передачи возбуждений.

38. (Стр. 549). Пфеффер в статье о насекомоядных растениях («Landwirtschaftliche Jahrbücher», 1877) отмечает, что по словам Линнея («Flora Lapponica». 1737, стр. 10) некоторые лапландские племена употребляют листья Pinguicula для свертывания молока. С этой же целью ее употребляют, как указывает Пфеффер, и в Итальянских Альпах. Фр. Дарвин сообщает, что листья жирянки применяются как закваска в Северном Уэльсе. Ему самому удалось вызвать свертывание молока с помощью этих листьев.

39. (Стр. 559). Описанные здесь наблюдения Дарвина над внезапным исчезновением помещенных на клапан пузырька Utricularia мелких частиц стекла и дерева, которые затем оказывались в полости пузырька, и самый термин «поглощение» (engulfment), который автор применяет для характеристики этого явления, говорят о том, как близок был Дарвин к правильному пониманию механизма проникновения мелких животных внутрь ловчих пузырьков этого растения. Теперь можно считать твердо установленным (см. вступительную статью), что этот процесс в значительной степени связан с активными «глотательными» движениями пузырьков. То, что мелкие частицы в опытах Дарвина стремительно «проваливались» внутрь, может быть объяснено только внезапным возникновением в момент «глотания» сильного тока жидкости, смывавшего частицы с клапана и переносившего их в полость пузырька.

40. (Стр. 561). Заключение Ч. Дарвина, что пузырчатка не может переваривать пойманной ею добычи, а только всасывает продукты ее разложения, вызываемого деятельностью гнилостных микробов, оказалось не вполне верным. Позднейшими исследователями (см. вступительную статью) установлено, что пузырьки Utricularia выделяют протеолитические ферменты и бензойную кислоту и, следовательно, способны к активному перевариванию белков животной пищи. Слабая проницаемость стенок пузырьков, отмеченная некоторыми исследователями, повидимому, предохраняет продукты гидролиза от диффузии в окружающую воду и обеспечивает полное поглощение их железками, находящимися на внутренней поверхности пузырька. Весьма вероятно, однако, что способностью переваривать пойманных животных пузырьки утрикулярии обладают только на определенной стадии их развития— в молодом возрасте. Что же касается более старых пузырьков, то в них, повидимому, преобладают процессы чисто бактериального разложения органических веществ. Возможно также, что гниение берет верх над ферментативным расщеплением добычи и в тех случаях, когда в пузырьках скопляется слишком много животных, и ферментативный аппарат пузырька оказывается недостаточным для нормального их переваривания. Случаи загнивания слишком крупных кусочков белка и т. п. наблюдались и у других насекомоядных растений.

41. (Стр. 562). Шимпер, исследовавший *Utricularia cornuta* («Botan. Zeitung», 1882, стр. 247), отмечает значительное различие во внешнем виде содержимого волосков у тех пузырьков, в которых находится пойманная добыча, и у пустых. В пустых пузырьках конечные клетки волосков заключают довольно тонкий постенный слой сильно преломляющей свет и гомогенной протоплазмы, которая окружает большую центральную вакуолю, ядро находится в нижней части клетки. В пузырьках, содержащих животные или растительные остатки, протоплазма клеток в волосках значительно слабее преломляет свет, обычно более или менее грубо-зерниста и располагается иначе. А именно: внутри вакуоли появляются пронизывающие ее по различным направлениям тонкие протоплазматические нити или, что бывает чаще, протоплазма скопляется главным образом в осевой части клетки, соединяясь лучеобразно расходящимися тяжами с очень нежным постенным слоем; изредка наблюдается, что вся полость клетки выполнена сильно разбухшей протоплазмой. В общем, как замечает Шимпер, изменения, сопровождающие поглощение питательных веществ волосками Utricularia, очень напоминают те явления, которые наблюдаются при таких же условиях у Sarracenia и особенно у Drosera: сильное разбухание протоплазмы и более сложное распределение ее внутри клетки. Ср. также аналогичные наблюдения Гардинера, относящиеся к Dionaea (примечание 30).

42. (Стр. 562). Предположение, что в клетках волосков, поглощающих продукты разложения пойманных животных, из этих веществ немедленно образуется протоплазма, мало вероятно. Отмеченные Дарвином изменения формы новообразовавшихся комочков сами по себе еще не доказывают протоплазматической природы этих включений. Аналогичные явления часто наблюдаются и у заведомо мертвых образований (миелиновые фигуры и пр.) в связи с изменениями поверхностного натяжения. Как известно, амёбоидные движения (образование выростов и втягивание их) могут быть искусственно воспроизведены, если капельку масла поместить в раствор соды (опыты Ферворна, Рубнера и др.). Еще менее вероятно предположение, что новообразовавшаяся протоплазма немедленно поглощалась соседними клетками и переносилась в другие части растений. Таких явлений до сих пор не удавалось наблюдать ни в растительном, ни в животном мире. Из клетки в клетку легко передаются только сравнительно простые вещества. Для передвижения более сложных (например, белков) уже необходимы особые приспособления, какие мы наблюдаем, например, в ситовидных трубках луба (ситовидные пластинки, пронизанные сравнительно широкими отверстиями). По всей вероятности, в клетках, исследованных Дарвином, заключались только капельки жира и других поглощенных извне веществ.— О смешении явлений аггрегации и грануляции, которое и в этом случае, несомненно, имело место, см. вступительную статью и примечание 3.

43. (Стр. 577). Тип «членистых» животных (Articulata), установленный Кювье, включал кольчатых червей (аннелид), раков, пауков, многоножек и насекомых. В настоящее время аннелиды обыкновенно относятся к типу червей, а прочие перечисленные группы образуют тип членистоногих.

44. (Стр. 580). Tillandsia. Этот род относится к семейству ананасных (Bromeliaceae) и насчитывает около 400 видов, встречающихся исключительно в Америке, преимущественно — в Южной. Bromeliaceae — многолетние травы, часто живущие эпифитно на деревьях или поселяющиеся в трещинах скал и т. п. Листья расположены густыми розетками, имеют желобчатую форму и сближены своими основаниями, образуя здесь чашеобразные углубления, в которых собирается дождевая вода. Эту воду они постепенно всасывают при помощи чешуйчатых волосков, покрывающих их верхнюю поверхность. В таких углублениях и поселяется описанная Дарвином Utricularia.— Из многочисленных представителей рода Tillandsia замечательна *Tillandsia usneoides* — «луизианский мох» (Аргентина — Виргиния) — эпифит, лишенный корней; длинные (до 2—3 м) побеги его густыми пучками свисают с ветвей деревьев. Дает волокно, заменяющее конский волос и употребляемое для набивки подушек и пр.

45. (Стр. 586). Фр. Дарвин в примечании ко 2-му изданию «Насекомоядных растений» сообщает, что проф. де-Бари показывал ему в Страсбурге два высушенные экземпляра Utricularia (vulgaris?), которые наглядно свидетельствовали о том, что это растение извлекает из пойманных им насекомых питательные вещества. Одно из этих растений жило в воде, где было множество мелких ракообразных, другое — в чистой воде. Первое значительно превышало по своим размерам второе.

46. (Стр. 586). Согласно более новым данным, изложенным во вступительной статье, Sarracenia, Darlingtonia и ряд других растений, у которых листья превращены в своеобразные кувшинчики или урны, относятся к настоящим насекомоядным растениям. Следует, однако, отметить, что существуют растения, у которых урноподобные листья служат и для других целей. У *Dischidia Rafflesiana*, эпифита из сем. Asclepiadaceae, обитающего на островах Индо-Малайского архипелага, листья видоизменены в кувшинчики, как у Nepenthes, Sarracenia и Cephalotus, с той, однако, разницей, что у названных растений внутренняя поверхность урны соответствует морфологически верхней стороне листа, а у Dischidia—нижней. Сообразно с этим кувшинчики этого эпифита обычно обращены своими отверстиями вниз. Другая их особенность заключается в том, что в полость каждого кувшинчика извне через отверстие входят придаточные корни, которые здесь обильно разветвляются.

По поводу биологического значения этих интересных образований высказывались разнообразные предположения. Иногда считали, что Dischidia ловит и переваривает насекомых подобно Nepenthes. Наиболее правдоподобно, однако, что урны этого растения служат убежищем для муравьев, устраивающих здесь свои гнезда. Заполняя полости кувшинчиков землей, перегноем и различными растительными и животными остатками, муравьи дают растению, предоставившему им приют, возможность извлекать из этих материалов необходимые ему минеральные вещества, в которых оно испытывает недостаток, благодаря своему эпифитному образу жизни. Таким образом, здесь мы имеем интересный пример симбиоза между высшим растением и муравьями, и Dischidia, повидимому, должна быть отнесена к так называемым мирмекофилам.

ГЛАВНЕЙШАЯ ЛИТЕРАТУРА О НАСЕКОМОЯДНЫХ РАСТЕНИЯХ

Адова А. Н., К вопросу о ферментах Utricularia vulgaris. Журнал Русского Ботан. Общ., т. 9, стр. 189, 1924.

Ashida L. (Asida), Studies on the leaf movement of Aldrovanda vesiculosa L. I. Process and Mechanism of the Movement. Memoirs of the College of Science, Kyoto Imperial University, Ser. B., IX, pp. 141—244, 1934.

Åkermann A., Untersuchungen über die Aggregation in den Tentakeln von Drosera rotundifolia. Botaniska Notiser, Bd. 145, 1917.

Behre K., Physiologische und zytologische Untersuchungen über Drosera. Planta, Bd. 7, S. 208—306, 1929.

Brocher Fr., Le problème de l'Utriculaire. Annales de Biologie lacustre, vol. 5 1911.

Büsgen M., Die Bedeutung des Insektenfangs für Drosera rotundifolia. Botanische Zeitung, Bd. 41, No. 35. und 36, 1883.

— Über die Art und Bedeutung des Tierfangs bei Utricularia vulgaris L. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Bd. 6, S. 55, 1888.

Coelingh W. M., Over Stoffen die infloed uitofenen op de aggregatie bij Drosera. Diss. Utrecht, 1929.

Cohn F., Über die Funktion der Blasen von Aldrovandia und Utricularia. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. 1, S. 91, 1875.

Czaja A. Th., Die Fangvorrichtung der Utriculariablase. Zeitschrift für Botanik, Bd. 14, H. 11. 1922.

— Insektivoren. Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 2. Aufl., Bd. V, S. 655, 1934.

Darwin Fr., The process of aggregation in the tentacles of Drosera rotundifolia. Quart. Journal of Microscopical Society, vol. XVI, p. 209, 1876.

— Experiments on the nutrition of Drosera rotundifolia. Jornal of the Linnean Society, Bot., vol. XVII, 1878.

Diels L., Droseraceae. Das Pflanzenreich, H. 26, 1906.

Dufrénoy J., Le rôle des vacuoles dans les cellules glandulaires des poils des plantes carnivores. Revue de Pathologie végétale, vol. 15, p. 54, 1927.

Fenner C. A., Beiträge zur Kenntnis der Anatomie, Entwicklungsgeschichte u. Biologie der Laubblätter u. Drüsen einiger Insektivoren. Flora, Bd. 93, S. 335—434, 1904.

Geobel W., Insektivoren. Pflanzenbiologische Schilderungen, 2-ter Teil, S. 51—214, 1893.

Glück H., Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse, 2-ter Teil, Jena, 1906.

Haberlandt G., Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize, Lepzig, 2 Aufl., 1906.

Hegner R. W., The interrelations of Protozoa and the utricles of Utricularia, Biological Bulletin, vol. 50, pp. 239—270, 1926.

Heinricher E., Zur Biologie von Nepenthes, speziell der Javanischen N. melanophora Reinw. Annales du Jardin botanique Buitenzorg., vol. 20, 1906.

Каменский Ф., Исследования, относящиеся к сем. Lentibulariaceae (Utriculariaceae). Записки Новорос. Общ. Естествоисп., т. XII, вып. 1, 1890.

Kerner v. Marilaun A., Pflanzenleben, Bd. I, 1888 (есть русский перевод).

Konopka K. und Ziegenspeck H., Die Kerne des Droseratentakels und die Fermentbildung. Protoplasma, Bd. 7, S. 62, 1929.

Konopka K. und Ziegenspeck H., Die Rolle des Kerns bei Verdauung, Sekretion und Reizbewegung der Drosera rotundifolia. Schriften d. Königsberger Gelehrtengesellschaft, Bd. 2, S. 13—108, 1930.

Костычев С., О фотосинтезе насекомоядных растений. Журнал Русского Ботанического Общества, т. 7, стр. 147—151, 1922.

Lloyd Fr. E., The range of structural and functional variation in the traps of Utricularia. Flora, Bd. 115, pp. 260—276, 1931.

— The Carnivorous plants. Waltham (Mass., U. S. A.), 1942.

Luetzelburg Ph. v., Beiträge zur Kenntnis der Utricularien. Flora, Bd, 100, H. 2, 1910.

Macfarlane L. M., Sarraceniales. Das Pflanzenreich, H. 34 und 36, 1908.

Merl E. M., Biologische Studien über die Utriculariablase. Flora, Bd. 115, 1931.

Mevius W., Zur Chemonastie von Drosera rotundifolia. Biochemische Zeitschrift, Bd, 148, S. 548, 1924.

Oudman J., Über Aufnahme und Transport N-haltiger Verbindungen durch die Blätter von Drosera capensis L. Recueil des Travaux botaniques néerlandais, vol. 33, pp. 351—433, 1936.

Pfeffer W., Über fleischfressende Pflanzen und die Ernährung durch Aufnahme organischer Stoffe überhaupt. Landwirtschaftliche Jahrbücher, 1877.

Quintanilha A., Das Problem der fleischfressenden Pflanzen. Zellphysiologische Studien über die Verdauung bei Drosophyllum lusitanicum. Boletino Soc. Broteriana, Coimbra, vol. 4, pp. 44—129, 1927.

Rosenberg O., Physiologisch-cytologische Untersuchungen über Drosera rotundifolia. Diss., Bonn, 1899.

Schimper A. F. W., Notizen über insektenfressende Pflanzen. Botanische Zeitung, Bd. 40, 1882.

Scutch A. F., The capture of pray by the bladderwort. A. review of physiology of the bladders. New Phytologist, vol. 27, pp. 261—297, 1928.

Stahl E., Der Sinn der Mykorhizenbildung. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. 35, 1900.

Stutzer M. J., Zur Biologie der Utricularia vulgaris. Archiv für Hydrobiologie, Bd. 17, S. 730, 1926.

Талиев В. Н., К морфологии и генезису насекомоядных растений. Труды Общества испытателей природы при Харьковском университете, XXXVIII, в. 1, стр. 105—142, 1903 (1904).

de Vries H., Ueber die Aggregation im Protoplasma von Drosera rotundifolia. Botanische Zeitung, Bd. 43, 1886.

Wagner A., Die fleischfressenden Pflanzen. (Aus Natur und Geisteswelt, 344). Leipzig, 1911.

Withycombe C. L., On the function of the bladders in Utricularia vulgaris. Journal of the Linnean Society, Bot., vol. 46, p. 401, 1924.

Zander R., Ueber bisher unbeachtet gebliebene Digestionsdrüsen von Drosera. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Bd. 42, S. 251, 1924.

ПЕРЕЧЕНЬ ИЛЛЮСТРАЦИЙ

1. Чарлз Дарвин в возрасте около 65 лет. С фотографии, подаренной Ч. Дарвином 25 июля 1877 г. К. А. Тимирязеву . . . Фронтиспис

РИСУНКИ К СТАТЬЕ А. П. ИЛЬИНСКОГО

2. Рис. 1. *Linum flavum* L. (лен желтый) По Сырейщикову 8
3. Рис. 2. *Hottonia palustris* L. (турча). По Сырейщикову 8
4. Рис. 3. *Primula* (первоцвет). По Дарвину 10
5. Рис. 4. *Alchimilla vulgaris* L. (манжетка). По Сырейщикову 13
6. Рис. 5. *Secale cereale* L. (рожь) и *Malus silvestris* Mill. (яблоня лесная). По Сырейщикову 14
7. Рис. 6. *Iberis taurica* DC. (иберийка крымская). . . . Между стр. 14 и 15
8. Рис. 7. *Viola hirta* L. (фиалка коротковолосистая) и *Viola odorata* L. (фиалка душистая). По Ульбриху и Томе. 15
9. Рис. 8. *Acer platanoides* L. (клен обыкновенный). По Петеру 15
10. Рис. 9. *Fraxinus excelsior* L. (ясень обыкновенный). По Сырейщикову (испр.) . . . . Между стр. 14 и 15
11. Рис. 10. *Fraxinus cuspidata* Torr. (ясень остроконечный). По Шнейдеру (дополнено) . . . . Между стр. 14 и 15
12. Рис. 11. *Acer negundo* L. (клен американский) . . . .Между стр. 14 и 15
13. Рис. 12. *Chrysanthemum leucanthemum* L. (нивяник). По Сырейщикову .Между стр. 14 и 15
14. Рис. 13. *Acacia dealbata* Link. По А. А. Федорову. . Между стр. 14 и 15
15. Рис. 14. *Centaurea cyanus* L. (василек темноголубой). По Сырейщикову 16
16. Рис. 15. *Helianthus annuus* L. (подсолнечник однолетний). По Сырейщикову 16
17. Рис. 16А. *Muscari racemosum* Mill. (мышиный гиацинт). Между стр. 16 и 17
18. Рис. 16В. *Euphorbia fulgens*. По Кёртису . . . . . . .Между стр. 16 и 17
19. Рис. 17. *Thymus serpyllum* L. (тимьян, или богородская трава). По Сырейщикову 17
20. Рис. 18. *Dryas octopetala* L. (куропаточья трава). По Гарке 17
21. Рис. 19. *Carex limosa* L. (осока илистая). По Сырейщикову . . 18
22. Рис. 20. *Alnus glutinosa* L. (ольха черная) 18
23. Рис. 21. *Begonia* sp. (бегония). По Веттштейну 18
24. Рис. 22. *Cannabis sativa* L. (конопля). По Гришко и Делоне . . . 19
25. Рис. 23. *Primula auricula* L. (первоцвет-ушко). По Кернеру . . . 21
26. Рис. 24. *Euonymus europaea* L. (бересклет европейский) 22
27. Рис. 25. *Oxalis acetosella* L. (кислица). По Сырейщикову 24
28. Рис. 26. *Lythrum salicaria* L. (дербенник, или плакун-трава). По Томе 25
29. Рис. 27. *Elatine hexandra* DC. (повойничек шеститычиночный). По Томе 29
30. Рис. 28. *Impatiens parviflora* DC. (недотрога мелкоцветковая). По Сырейщикову 29

31. Титульный лист первого издания работы Ч. Дарвина «Различные формы цветов у растений одного и того же вида» . . . 39

РИСУНКИ К РАБОТЕ Ч. ДАРВИНА «РАЗЛИЧНЫЕ ФОРМЫ ЦВЕТОВ»

(Из «The different Forms of Flowers», London, J. Murray, 1877): 39

32. Рис. 1. *Primula veris* 52
33. Рис. 2. Схема легитимных и иллегитимных опылений у *Primula veris* . 57
34. Рис. 3. Очертания пыльцевых зерен *Primula vulgaris* . 64
35. Рис. 4. *Linum grandiflorum* 91
36. Рис. 5. Длинностолбчатая форма *L. perenne*, var. *Austriacum* 100
37. Рис. 6. *Pulmonaria angustifolia* . . . 104
38. Рис. 7. *Polygonum fagopyrum* 108
39. Рис. 8. Erythroxylon [sp?] 115
40. Рис. 9. Faramea [sp.?] 119
41. Рис. 10. Цветы трех форм *Lythrum salicaria* в их естественном положении 125
42. Рис. 11. *Oxalis speciosa* 144
43. Рис. 12. *Euonymus Europaeus* . . . 218
44. Рис. 13. *Rhamnus catharticus* 221
45. Рис. 14. *Rhamnus catharticus* . . . 221
46. Рис. 15. *Thymus vulgaris* 226

РИСУНКИ К СТАТЬЕ Н. Г. ХОЛОДНОГО

47. Рис. 1. *Pinguicula vulgaris* в естественном местообитании. По Вагнеру 261
48. Рис. 2. *Pinguicula vulgaris*. По Феннеру . 262
49. Рис. 3. *Pinguicula vulgaris*. По Феннеру 262
50. Рис. 4. *Pinguicula vulgaris*. По Феннеру . 263
51. Рис. 5. *Utricularia vulgaris*. По Глюку . 265
52. Рис. 6. *Utricularia intermedia*. По Гёбелю . 266
53. Рис. 7. *Utricularia inflata*. По Гёбелю 266
54. Рис. 8. «Плавательное тело» *Utricularia stellaris*. По Гёбелю 267
55. Рис. 9. *Utricularia bifida*. По Гёбелю . . . 268
56. Рис. 10. *Utricularia reniformis*. По Гёбелю . . 269
57. Рис. 11. *Utricularia flexuosa*. По Гёбелю . 270
58. Рис. 12. *Utricularia Warburgi*. По Гёбелю 271
59. Рис. 13. *Utricularia vulgaris*. По Чайя 271
60. Рис. 14. *Genlisea ornata*. По Гёбелю . 273
61. Рис. 15. *Genlisea ornata*. По Гёбелю . 273
62. Рис. 16. *Genlisea ornata*. По Гёбелю 274
63. Рис. 17. *Genlisea ornata*. По Гёбелю 274
64. Рис. 18. *Genlisea ornata*. По Гёбелю. 276
65. Рис. 19. *Genlisea ornata*. По Гёбелю . . . 276
66. Рис. 20. *Genlisea ornata*. По Гёбелю . . . 276
67. Рис. 21. *Byblis gigantea*. По Феннеру 277
68. Рис. 22. *Roridula gorgonias*. По Феннеру 277
69. Рис. 23. *Roridula gorgonias*. По Феннеру 277
70. Рис. 24. *Sarracenia purpurea*. По Кернеру . . . . . Между стр. 278 и 279
71. Рис. 25. Формы листьев-урн у Sarraceniaceae и Nepenthaceae. По Кернеру 278
72. Рис. 26. *Sarracenia flava*. По Гёбелю 279
73. Рис. 27. Разрезанный вдоль молодой лист *Sarracenia psittacina*. По Гёбелю 279
74. Рис. 28. Волоски на внутренней поверхности урны *Sarracenia flava*. По Феннеру 280

75. Рис. 29. *Nepenthes distillatoria*. По Кернеру. . . . . . Между стр.280 и 281
76. Рис. 30. Наземные урны *Nepenthes ampullaria*. По Гёбелю 281
77. Рис. 31. Разрезанная вдоль подземная урна *Nepenthes melamphora*. По Гейнрихеру 282
78. Рис. 32. *Nepenthes Rafflesiana*. По Феннеру 282
79. Рис. 33. *Cephalotus follicularis*. По Кернеру . . 283
80. Рис. 34. *Cephalotus follicularis*. По Гёбелю . . . 284
81. Рис. 35. *Drosophyllum lusitanicum*. По Кернеру 285
82. Рис. 36. *Drosophyllum lusitanicum*. По Гёбелю 286
83. Рис. 37. *Drosophyllum lusitanicum*. По Феннеру 286
84. Рис. 38. A. *Drosera rotundifolia* L.— B. *Drosera intermedia* Hayne.— C. *Drosera anglica* Huds. 287
85. Рис. 39. *Drosera rotundifolia*. По Кернеру . . . 288
86. Рис. 40. *Drosera rotundifolia*. По Феннеру . 289
87. Рис. 41. *Drosera longifolia*. По Гёбелю 290
88. Рис. 42. *Drosera rotundifolia*. По Габерландту 291
89. Рис. 43. Аггрегация в клетках эпидермиса щупалец *Drosera rotundifolia*. По Окерманну 292
90. Рис. 44. *Drosera rotundifolia*. По Розенбергу 294
91. Рис. 45. *Dionaea muscipula*. По Кернеру . . . 295
92. Рис. 46. *Dionaea muscipula*. По Габерландту 296
93. Рис. 47. *Aldrovanda vesiculosa*. По Кернеру . . 297
94. Рис. 48. *Aldrovanda vesiculosa*. По Гёбелю . . 297
95. Рис. 49. *Aldrovanda vesiculosa*. По Габерландту . . 298
96. Рис. 50. *Aldrovanda vesiculosa*. По Габерландту 298

97. Титульный лист первого издания работы Ч. Дарвина «Насекомоядные растения» 311

РИСУНКИ К РАБОТЕ Ч. ДАРВИНА «НАСЕКОМОЯДНЫЕ РАСТЕНИЯ»

(Из «Insectivorous Plants», London, J. Murray, 1875):

98. Рис. 1. *Drosera rotundifolia*. 314
99. Рис. 2. *Drosera rotundifolia*. 315
100. Рис. 3. *Drosera rotundifolia*. . . 316
101. Рис. 4. *Drosera rotundifolia*. . . 318
102. Рис. 5. *Drosera rotundifolia*. 318
103. Рис. 6. *Drosera rotundifolia*. 319
104. Рис. 7. *Drosera rotundifolia*. 335
105. Рис. 8. *Drosera rotundifolia* 336
106. Рис. 9. *Drosera rotundifolia*. 396
107. Рис. 10. *Drosera rotundifolia* . . . 465
108. Рис. 11. *Drosera rotundifolia* 466
109. Рис. 12. *Dionaea muscipula* . . . 489
110. Рис. 13. *Aldrovanda vesiculosa* 510
111. Рис. 14. *Drosophyllum lusitanicum* 516
112. Рис. 15. *Pinguicula vulgaris* 538
113. Рис. 16. *Pinguicula vulgaris* 539
114. Рис. 17. *Utricularia neglecta* 554
115. Рис. 18. *Utricularia neglecta* 555
116. Рис. 19. *Utricularia neglecta* 556
117. Рис. 20. *Utricularia neglecta* 556
118. Рис. 21. *Utricularia neglecta* 557

119. Рис. 22. *Utricularia neglecta* 572
120. Рис. 23. *Utricularia vulgaris* 570
121. Рис. 24. *Utricularia vulgaris* 571
122. Рис. 25. *Utricularia minor* 572
123. Рис. 26. *Utricularia montana* 574
124. Рис. 27. *Utricularia montana* 575
125. Рис. 28. *Utricularia montana* 576
126. Рис. 29. *Genlisea ornata* 583
127. Рис. 30. *Genlisea ornata* 584

РИСУНКИ К СТАТЬЯМ Ч. ДАРВИНА

(Из «Journal Linn. Soc. Bot.», vol. IV, 1882.):

128. Рис. 1. *Drosera rotundifolia* 590
129. Рис. 2. *Drosera rotundifolia* 590
130. Рис. 3. *Drosera rotundifolia* 590
131. Рис. 1. *Cyclamen persicum* 620
132. Рис. 2. *Cyclamen persicum* 620

133. Схема строения пестика Oxalis. 635

ОГЛАВЛЕНИЕ

Ч. ДАРВИН.— РАЗЛИЧНЫЕ ФОРМЫ ЦВЕТОВ

А. П. Ильинский.— Работа Ч. Дарвина по вопросу о диморфизме и триморфизме цветов 7

Различные формы цветов у растений одного и того же вида. Перевод со 2-го английского издания А. П. Ильинского и В. М. и Е. Д. Дьяконовых 31

Предисловие ко второму изданию [1880] 35

Содержание 41

Введение 43

Главы:

I. Гетеростильные диморфные растения: Primulaceae 51

II. Гибридные примулы 76

III. Гетеростильные диморфные растения (*Продолжение*) 91

IV. Гетеростильные триморфные растения 124

V. Иллегитимное потомство гетеростильных растений. 157

VI. Заключительные замечания о гетеростильных растениях 192

VII. Полигамные, двудомные и гинодиэцичные растения 212

VIII. Клейстогамные цветы 231

Ч. ДАРВИН.— НАСЕКОМОЯДНЫЕ РАСТЕНИЯ

Н. Г. Холодный.— Чарлз Дарвин и современные знания о насекомоядных растениях 255

Насекомоядные растения. Перевод с 1-го английского издания Ф. Н. и З. Г. Крашенинниковых, проверенный и исправленный Н. Г. Холодным 305

Содержание 307

Главы:

I. *Drosera rotundifolia*, или обыкновенная росянка 313

II. Движения щупалец от соприкосновения с твердыми телами 324

III. Аггрегация протоплазмы внутри клеток щупалец 334

IV. Действие тепла на листья 351

V. Действие безазотистых и азотистых органических жидкостей на листья 357

VI. Пищеварительная способность выделения Drosera 363

VII. Действие аммиачных солей 393

VIII. Действие различных солей и кислот на листья 418

IX. Действие некоторых ядовитых алкалоидов, других веществ и паров. 435

X. О чувствительности листьев и о путях передачи двигательного импульса 456
XI. Повторение главных наблюдений на *Drosera rotundifolia* . . . 475
XII. О строении и движениях некоторых других видов Drosera . . . 484
XIII. *Dionaea muscipula* 489
XIV. *Aldrovanda vesiculosa* 509
XV. Drosophyllum.— Roridula.— Byblis.— Железистые волоски других растений.— Заключительные замечания Droseraceae 515
XVI. Pinguicula 536
XVII. Utricularia 553
XVIII. Utricularia (*Продолжение*) 574

Ч. ДАРВИН.— ДВЕ СТАТЬИ О ДЕЙСТВИИ УГЛЕКИСЛОГО АММОНИЯ НА ХЛОРОФИЛЛОВЫЕ ТЕЛЬЦА И НА КОРНИ РАСТЕНИЙ (1882)

ДЕЙСТВИЕ УГЛЕКИСЛОГО АММОНИЯ НА ХЛОРОФИЛЛОВЫЕ ТЕЛЬЦА. Перевод Н. А. Любинского 589

ДЕЙСТВИЕ УГЛЕКИСЛОГО АММОНИЯ НА КОРНИ НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ. Перевод Н. А. Любинского 607

А. П. Ильинский. Примечания к работе Ч. Дарвина «Различные формы цветов» 627

Н. Г. Холодный. Примечания к работе Ч. Дарвина «Насекомоядные растения» 635

Перечень иллюстраций 645

ОПЕЧАТКИ

Стр.	*Строка*	*Напечатано*	*Должно быть*
15	5 сн.	Oleacae	Oleaceae
15	5 сн.	клен	(клен
155	13 сн.	20 (измерений)	(20 измерений)
182	15 сн.	. *officinalis*	*P. officinalis*
201	2 св.	выды	виды
208	18 сн.	ее	его
210	1 сн.	пибридное	гибридное

Ч. Дарвин. Сочинения, т. VII.

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Академии Наук СССР

*

Технический редактор *Н. А. Колгурина*
Корректоры: *В. Б. Несвижский* и *Н. Н. Морозов*
Переплет и титула
художника *Д. А. Бажанова*

*

РИСО АН СССР № 1151. А—07232. Издат. № 1?52а
Тип. заказ № 3668. Подп. к печ. 26/VII 1948 г.
Формат бум. $70 \times 108^1/_{16}$. Печ. л. $40^3/_4 + 6$ вклеек.
Уч.-издат. 56,5. Тираж 10000.

Цена в переплете 48 руб.

2-я типография Издательства Академии Наук СССР
Москва, Шубинский пер., д. 10